Beiträge zur Kenntnis der Flügelregeneration der Insekten.

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde

vorgelegt der

Naturwissenschaftlich-Mathematischen Fakultät

der

Albert-Ludwigs-Universität

zu

Freiburg im Breisgau

von

Otto Schmidt.

ACAD.
LUGD.BAT.
BIBL.

Freiburg i. Br.
Speyer & Kaerner, Universitätsbuchhandlung.
1913.

Dekan:
Geh. Hofrat Prof. Stickelberger.

Referent:
Professor Dr. Doflein.

Druck von A. Bonz' Erben in Stuttgart.

Inhaltsangabe.

A. **Einleitung** 5

B. **Versuche mit Tenebrio molitor** 7

a) Material- und Operationstechnik 8
b) Der Wundverschluß 10
c) Die Regeneration der Imaginalscheiben 14
d) Die Verpuppung 19
e) Die Käfer 21
f) Versuche an Puppen 25
g) Zusammenfassung 27

C. **Versuche mit Periplaneta orientalis** 28

D. **Versuche mit Locustiden** 30

a) Platycleis grisea 30
b) Thamnotrizon cinereus 31
c) Locusta viridissima 31
d) Decticus verrucivorus 32

E. **Versuche mit Odonaten** 32

a) Agrion puella 32
b) Aeschna cyanea 37
c) Anax parthenope 55

F. **Versuche an der Dipteren-Imago** 58

G. **Zusammenfassung** 61

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41545322_0109

A. Einleitung.

Der erste Versuch über Flügelregeneration der Insekten wurde von Graber (1867) angestellt. Er brachte bei der Larve von Decticus verrucivorus am Grunde des Flügels einen tiefen Einschnitt an, ohne den Flügel zu entfernen. Er beobachtete dann, daß das Tier, als es zur Imago herangewachsen, den betreffenden Flügel verkleinert aufwies. Da aber hier der Flügel nicht entfernt, sondern nur am Grunde verletzt wurde, kann man hier nicht von eigentlicher Flügelregeneration sprechen, sondern es liegt hier eine bloße Wachstumsverzögerung des Flügels vor. — Flügelregeneration im eigentlichen Sinne wurde zuerst von Meisenheimer (1908) an dem Spinner Lymantria dispar entdeckt. In Verbindung mit seinen Experimenten über Soma- und Geschlechtsdifferenzierung bei diesem Schmetterling nahm er auch an kastrierten männlichen und weiblichen Raupen, denen die Gonaden des anderen Geschlechts implantiert wurden, Operationen der Imaginalscheiben vor und konnte beobachten, daß die aus den Raupen sich entwickelten Puppen und Schmetterlinge meistenteils die entfernten Flügel wieder gebildet hatten. Bei älteren operierten Raupen blieb die Regeneration aus, und die Regenerate der in jüngeren Stadien operierten Tiere waren im allgemeinen größer als die der älteren.

Diese Versuche wurden von v. Ubisch (1911) wiederholt, der besonders die Regeneration histologisch untersuchte. Es zeigte sich, daß die Regeneration der Imaginalscheibe von der Hypodermis ausgeht und genau an der Stelle erfolgt, wo die entfernte Imaginalscheibe inserierte. Auch er konnte konstatieren, daß die Regenerate umso größer wurden, je länger die Raupen im Raupenstadium verblieben, und auch er beobachtete, daß bei den älteren

Raupen die Regeneration ausblieb; doch scheint die Imaginalscheibe auch bei diesen wieder gebildet zu werden, ohne daß es zur Ausbildung des Flügels kommt.

Megušar (1908) fand bei Tenebrio molitor, wo er den Larven die Seiten des Meso- und Metathorax mit den daran befindlichen Imaginalscheiben abgeschnitten hatte, bei den Puppen und Käfern, die er aus diesen Larven erhielt, Regeneration der Flügel. Doch da Megušar die Regeneration nicht histologisch untersucht und auch nur 3 Käfer erhalten hatte, schien es der Mühe wert, diese Versuche zu wiederholen und festzustellen, wie sich die Imaginalscheibe des Käferflügels bei der Regeneration verhält.

Doch nicht nur die larvalen Flügelanlagen, sondern sogar die amputierten Flügel der ausgebildeten Imagines sollen nach Beobachtungen von Werber (1908) an Tenebrio molitor und von Kammerer (1908) an der Dipteren Imago regeneriert werden können.

Es sind dies die ersten und einzigen positiven Resultate, die bei Regenerationsversuchen bei Imagines erzielt wurden; galt es doch bisher als feststehende Tatsache, daß das fertige Insekt, wenn auch nicht das Vermögen der Wundheilung und Reparation kleiner Defekte (Hope 1864), Verhoeff (1896), so doch die Fähigkeit der Regeneration von Gliedmaßen vollständig eingebüßt hat. Es waren daher auch diese Versuche, da es sich um so wichtige Fragen wie die Regenerationsfähigkeit bei der Imago handelt, einer Nachprüfung und Kritik zu unterziehen.

Über die Flügelregeneration bei hemimetobolen Insekten erscheinen in neuester Zeit von Megušar (1910) an Periplaneta und Janda (1910) an Aeschna und zuletzt, während vorliegende Untersuchungen schon teilweise beendet waren, von Regen (1911) an Gryllus campestris Beobachtungen, aus denen hervorgeht, daß auch bei den hemimetabolen Insekten das Vermögen der Flügelregeneration vorhanden ist.

Ich möchte an dieser Stelle meinen hochverehrten Lehrern, Herrn Geheimrat Weismann, der die Anregung zu dieser Arbeit gab, und Herrn Prof. Doflein für das gütige Interesse, das sie meiner Arbeit entgegenbrachten, vielmals danken. Ferner bin ich den Herren Prof. Dr. Schleip und Privatdozent Dr. Kühn für die zahlreichen Ratschläge, mit denen sie meine Arbeit förderten, zu großem Danke verpflichtet.

B. Versuche mit Tenebrio molitor.

Die Versuche Meisenheimers und v. Ubischs an L. dispar, die eine auffallend hohe Regenerationsfähigkeit des Schmetterlingsflügels erwiesen, ließen es wünschenswert erscheinen, auch bei anderen holometabolen Insektenklassen die Neubildung der Flügelmaginalscheiben zu untersuchen. Als geeignetes Objekt für derartige Experimente bot sich die Larve des Mehlkäfers (T. molitor) dar, wo man positive Resultate nach den Untersuchungen Megušars, die später noch näher zu besprechen sein werden, erwarten konnte.

Um die Flügelregeneration bei Tenebrio verstehen zu können, ist es nötig, kurz auf die Entwicklung des Flügels in der Larve einzugehen. Die erste Anlage der Imaginalscheibe des Flügels tritt bei Tenebrio erst im letzten Larvenstadium auf. Sie bildet nach der Beschreibung von Krüger (1898) eine unter einer Chitinleiste liegende Verdickung der Hypodermis, in der zahlreichere und kleinere Kerne auftreten als in der benachbarten Hypodermis, die konzentrisch angeordnet sind. Die Verdickung der Hypodermis wächst dann zu einer kleinen Scheibe heran, die sich nach außen vorstülpt; da sich aber gleichzeitig die der Falte anliegende Hypodermis nach innen einstülpt, wird die Falte in eine Art offene Tasche verlagert. In dieser Tasche wächst die Flügelanlage heran, wobei hauptsächlich ihre Wandungen erheblich verdickt werden, bis sie eine gewisse Größe erlangt hat. In diesem Stadium stülpt sie sich dann aus ihrer Tasche hervor und hängt dann als Falte zwischen der Hypodermis der Körperwandung und dem Chitin an der Seite des Thoraxsegmentes herab. Im weiteren Verlauf der Entwicklung wächst diese Falte bedeutend in die Länge, indem die kompakten Zellenlagen der beiden Wandungen auseinanderrücken. Da der Raum, der ihr zur Verfügung steht, gedrängt ist, muß die Flügelanlage ihre Wandungen in viele kleine Falten legen. Dieser Vorgang tritt kurz vor der Verpuppung ein. Bei der Verpuppung werden die Flügel durch Einpumpen von Blut, wodurch die kleinen Fältchen gestreckt werden, ziemlich vergrößert. Bei der Verwandlung zum Käfer werden die Flügel auf den Rücken zusammengelegt und ihnen durch Einpumpen von Blut die endgültige Größe gegeben.

a. Material und Operationstechnik.

Nach anfänglichen Mißerfolgen mit Mehlwürmern verschiedener Altersstufen wurden zuletzt nur noch Mehlwürmer eines bestimmten Stadiums verwendet, die sämtlich aus der gleichen Zucht stammen. (Vgl. Tabelle 1.)

Die Entfernung der Imaginalscheiben wird dadurch sehr erleichtert, daß diese immer unter einer breiten Chitinleiste angelegt werden, die sich über der Beinwurzel am Seitenrand des Meso- und Metathorax hinzieht. Zur Ausführung der Operation wurden die Tiere ätherisiert; dann wurde ihnen mit einer scharfen Schere die Chitinleiste mit dem sie umgebenden Chitin herausgeschnitten, wobei der Schnitt immer so tief geführt wurde, daß die Imaginalscheibe und ein Teil des unter ihr liegenden Fettgewebes mit entfernt wurde. Bei jüngeren Larven, wo die Imaginalscheiben noch nicht ausgebildet sind, braucht man nur die Chitinleiste mit der unter ihr liegenden Hypodermis, aus der die Imaginalscheibe hervorgeht, zu entfernen. Es wurde immer nur eine Flügelanlage der rechten Seite und zwar meistens die des Vorderflügels entfernt. Aus der durch die Operation entstandenen Wunde tritt immer etwas Fettgewebe und Blut aus, weshalb bei den ersten Versuchen die Wunde gleich nach der Operation mit Kollodium verschlossen wurde, um eine Verblutung zu verhindern. Später erwies sich ein Kollodiumverschluß als unnötig, da durch die baldige Gerinnung des ausgetretenen Blutes das in der Wunde liegende Gewebe erhärtet und dadurch das Hervorquellen weiterer Gewebeteile verhindert. Da die durch die Operation entstandene Verletzung ziemlich bedeutend ist, läßt es sich nicht verhindern, daß ein großer Prozentsatz der operierten Tiere zugrunde geht.

Nach der Operation wurden die Tiere in saubere Glasgefäße gesetzt und solange darin belassen, bis die Wunde durch Gerinnung des Wundpfropfes verschlossen war, was ungefähr einen halben Tag dauerte. Darauf wurden sie in Behälter gesetzt, die mit Kleie und Brot und wollenen Lappen, die von Zeit zu Zeit befeuchtet wurden, angefüllt waren.

Zur mikroskopischen Untersuchung mit der Schnittmethode wurden die Tiere in heißem Sublimatessig fixiert, wobei das Abdomen, um die Fixierungsflüssigkeit eindringen zu lassen, eingeschnitten wurde. Eingebettet wurde mit der Celloidinparaffin-

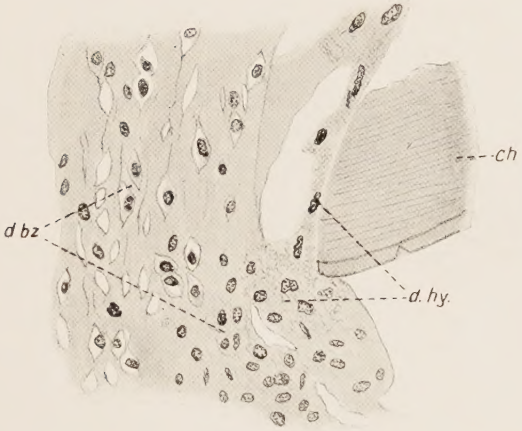
Tabelle 1.

Nr.	Anzahl der operierten Tiere	Datum der Operation	Larvenhäutungen nach der Operation		Verpuppung	Ausschlüpfen	Anzahl der erhaltenen Tiere	Regenerat.
			1.	2.				
1.	50	26. X. 11.	Ende November bis Mitte Dez. 1911.	Ende Januar bis Mitte Februar 1912.	Ende April bis Mitte Mai	Ende Mai bis Mitte Juni	5 Käfer. 9 Tiere fix.	vollständig.
2.	30	27. X. 11.	„	„	10. IV. 12. u. 17. V. 12.	17. V. 12. u. 18. VI. 12.	2 Käfer 4 Tiere fix.	„
3.	20	14. XII. 11.	Ende Januar bis Mitte Februar 1912.	—	25. IV. 12.	16. V. 12.	1 Käfer.	„
4.	20	15. XII. 11.	„	—	12. IV., 4. V., 14. V., 12.	1. V., 24. V., 3. VI. 12.	3 Käfer	„
5.	50	2. III. 11.	—	—	Ende April bis Ende Mai	Ende Mai bis Mitte Juni	9 Käfer 9. Tier fix.	klein bis mittelgroß
6.	50	23. II. 11.	—	—	Mitte April bis Ende Mai	Anfang Mai bis Mitte Juni	27 Käfer 4 Puppen. 4 Tiere fix.	„

methode, mit welcher trotz des harten Chitins brauchbare Schnittserien zu 10 μ angefertigt werden konnten. Die Schnitte wurden mit Delafields Haematoxilin und Phikrokarmin behandelt, was eine für Insektengewebe ausgezeichnete Doppelfärbung liefert.

b. Der Wundverschluß.

Die Wundheilung wurde auf Querschnitten untersucht. Der erste Wundverschluß wird bei Tenebrio von absterbenden herausgequollenen Gewebemassen zusammen mit dem herausgetretenen Blute gebildet. Dadurch, daß diese herausgequollenen Elemente



Figur 1.

Figur 2.

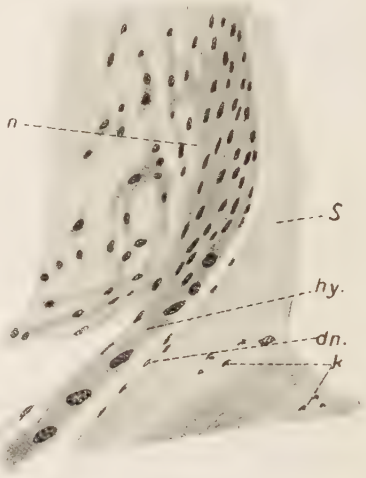
nach wenigen Stunden eintrocknen und gerinnen, wird ein fester Wundpfropf gebildet, der das Tier vor dem Verbluten schützt. Die in dem Wundpfropf liegenden Fett- und Blutzellen sterben dabei ab. (Fig. 1, 2, d bz. fz.) Es dringt jedoch dieser Absterbeprozeß nicht ins Körperinnere vor, sondern nur bis zu den Blutzellen, die sich auf dem Niveau der Hypodermis angesammelt haben. Wenn die Zellen absterben, geht vor allem das Protoplasma zugrunde, während die Kerne wohl ihre Struktur und Form verlieren, aber noch wochenlang im Wundpfropf als dunkelgefärbte unregelmäßige längliche Körper erkennbar sind, (Fig. 3—5. k.)

Das Gerinnen und Erhärten der herausgetretenen Gewebeelemente bildet den Anfang der Schorfbildung, ein Prozeß, der schließlich dahinführt, daß der ganze Wundpfropf in eine sehr harte schwarze Masse verwandelt wird, durch die das entfernte Chitin ersetzt wird. Dieser Prozeß beginnt damit, daß der Wundpfropf eine gelbliche Färbung annimmt. Es wird dann etwa in der Region des Chitins eine Zone des Wundschorfs dunkelbraun; und schon 24 Stunden nach der Operation zieht sich über die ganze Oberfläche der Wunde hinweg von einem Chitinrand zum andern eine breite im Querschnitt dunkelbraun aussehende Schicht des Wundpfropfes, die mit den beiden Chitinrändern fest verkittet ist. (Fig. 2. s.) Mit der dunkelbraunen Färbung des betreffenden Teils des Wundpfropfes geht eine Verhärtung desselben Hand in Hand. Im weiteren Verlauf der Wundheilung geht die in der Region des Chitins beginnende Verschorfung auf den ganzen Wundpfropf über, nur der Außenrand und eine schmale, dem Körperinnern anliegende Zone bleiben meist heller gefärbt. Der Teil des Chitins, der mit dem Wundschorf verbunden ist, nimmt eine dem hellen Innenrand des Schorfes ähnliche gelbliche Färbung ein, während das normale Chitin bei der angewandten Färbung im Schnitt rötlich gefärbt erscheint.

Während durch die Erhärtung des Außenrandes der Wunde ein Ersatz für das Chitin gebildet wurde, haben sich im Innern Vorgänge abgespielt, durch die der Wundschorf vom Körperinnern durch lebendes Gewebe abgetrennt wird. Es sammeln sich nämlich in der Wunde große Mengen von Blutzellen an, die wahrscheinlich aus dem Körperinnern an die Wundstelle hinwandern, wenigstens wurde eine Vermehrung an Ort und Stelle nicht beobachtet. Die Blutzellen resorbieren zuerst an der Wunde liegende abgestorbene Gewebeteile, wobei sich ihr Plasmakörper ziemlich vergrößert. Hierauf strecken sie sich in die Länge und bilden lange Fasern, die miteinander verflechten und sich fest aneinander legen. (Fig. 3—5. n.) Auf diese Weise wird ein Bindegewebe gebildet, das die Wunde provisorisch verschließt und den Wundschorf vom Körperinnern abkapselt. Hirschler, der die Wundheilung bei Puppen von Samia prometea untersuchte, nannte diese Gewebe Narbengewebe. Obwohl auch er beobachtete, daß ein Teil des Narbengewebes aus mesodermalen Zellelementen gebildet wurde, läßt er es doch in der Hauptsache von Zellen aus

der Hypodermis und der Membran der Tracheen entstehen. Bei Tenebrio konnte ich ein derartiges Auswandern von Zellen aus der Hypodermis nicht beobachten, und ich glaube, daß hier das Narbengewebe aus mesodermalen Zellen zusammengesetzt ist. Ebenso fand auch v. Ubisch bei L. dispar. massenhafte Ansammlung von mesodermalen Blutzellen an der Wunde. Ein eigentümliches Verhalten dieses Narbengewebes verdient noch erwähnt zu werden. Gelangen nämlich durch irgend einen Zufall kleine Stücke des Wundschorfs in das Körperinnere, so werden sie von Zellen des Narbengewebes eingeschlossen und abgekapselt. In ähnlicher Weise wurden nach Hirschler Luftblasen, die bei der

Figur 3.



Figur 4.

Verschließung der Wunde mit flüssigem Paraffin in den Körper gelangten, von dem Gewebe eingeschlossen. Bei allen Insekten scheint ein ähnliches Narbengewebe bei Verletzungen aufzutreten. Ich konnte es auch bei Periplaneta orientalis und bei Agrion- und Aeschenalarven beobachten.

Der Verschluß der Wunde durch das Narbengewebe ist nur ein provisorischer. Es findet nämlich hier eine vollständige Restitution der bei der Wunde verletzten Gewebe statt. Vor allem wird die Hypodermis, die bei der Regeneration der Imaginalscheiben von großer Bedeutung ist, vollständig wieder ersetzt. Die Neubildung der Hypodermis geschieht nun auf folgende Weise:

Die Zellen der Hypodermis, die dem Wundrande unmittelbar anliegen und von dem Scherenschnitt getroffen werden, gehen zugrunde (Fig. 1 u. 2. d. hy.). Die unverletzt gebliebenen Zellen ziehen sich von den abgestorbenen zurück, ohne sich dabei zu verändern. Ist aber das Narbengewebe ausgebildet und die Wunde provisorisch verschlossen, dann sieht man, wie die Randzellen der Hypodermis ihre normale zylindrische Gestalt aufgeben und sich seitlich in die Länge strecken, wobei sich die Kerne mit ihrer Längsachse in die Richtung der seitlichen Ausdehnung legen (Fig. 3 u. 4. hy.) Durch diese Streckung werden die länglich gewordenen Randzellen der Hypodermis in das Narbengewebe hineingeschoben. Und da von allen Seiten die Hypodermis auf diese Weise in das Narbengewebe hineinwächst, kommt dann, indem die Ränder sich in der Mitte der Wunde vereinigen, die Bedeckung des Narbengewebes durch die Hypodermis zustande. Diese Vereinigung ist auf Fig. 5 gut zu sehen. Man erkennt hier die langgestreckten Randzellen, wie sie in der Mitte miteinander verschmelzen. Außerdem sieht man, daß ein kleiner Teil des Narbengewebes durch die Vereinigung der Hypodermis an den Wundschorf gedrängt wird und dort degeneriert (Fig. 5. d. n.) Noch ehe die Hypodermis die Wunde ganz verschlossen hat, scheidet sie manchmal schon zartes Chitin aus (Fig. 4. ch.) Bemerkenswert ist, daß die Art, wie die Neubildung der Hypodermis bei Wundheilung von Schmetterlingspuppen vollzogen wird, nach den Beobachtungen Hirschlers mit der oben beschriebenen große Uebereinstimmung zeigt.

Das Aussehen der neugebildeten Hypodermis ist von dem normalen etwas verschieden. Die regenerierte Hypodermis besteht aus langgestreckten zylindrischen Zellen, die meist nach dem Körperinnern Fortsätze ausstrecken, was man besonders dort beobachtet, wo an sie regenerierende Muskeln stoßen. (Fig. 6.)

Die Muskelregeneration konnte nicht genauer verfolgt werden. Doch halte ich es für wahrscheinlich, daß sie von mesenchymalen Bildungszellen ausgeht. Diese legen sich in größerer Menge aneinander, wobei sie sich in die Länge strecken. Es werden hierdurch Zellstränge gebildet, in denen dann kontraktile Substanz abgelagert wird. (Fig. 7. m.) Da aber dort, wo die neugebildeten Muskelstränge an die regenerierte Hypodermis stoßen, von dieser Fortsätze ausgesendet werden, scheint es nicht ausgeschlossen zu

sein, daß ein Teil der Muskelbildungszellen aus der Hypodermis stammen, wie das Ost (1906) angegeben hat.

Das neugebildete Chitin ist sehr zart und dünn und besitzt eine feine, faserige Struktur. (Fig. 6. ch.) Bei der ersten Häutung nach der Operation, wo der Wundschorf mit dem alten Chitin

Figur 5.

Figur 6.

abgestreift wird, ist die Wunde meist mit hellem, beinahe weißem Chitin bekleidet. Erst bei der zweiten Häutung nimmt das Chitin über der Wunde seine gelbe Farbe wieder an, und auch die Chitinleiste wird wieder ausgebildet, so daß man die Operationsstelle kaum noch erkennen kann.

c. Die Neubildung der Imaginalscheibe.

Das jüngste Stadium der regenerierten Imaginalscheibe wurde bei einem 45 Tage nach der Operation fixierten Tier gefunden. Die neugebildete Hypodermis hat sich hier durch Einfaltung von dem am Wundschorf ausgeschiedenen Chitin zurückgezogen und dadurch zwischen sich und dem Chitin einen Hohlraum geschaffen.

In diesem Hohlraum ragt eine kleine durch Ausstülpung entstandene Falte der Hypodermis hinein, die ventralwärts gerichtet ist. Sie bildet die erste Anlage des regenerierenden Flügels. (Fig. 7. J.) Es tritt zu dieser Flügelanlage schon eine Trachee (tr.) heran, außerdem ist sie wie die meisten Imaginalscheiben der

Figur 7.

Coleopteren von Chitinfäden umsponnen, die ihren Ursprung von dem neugebildeten Chitin (ch) nehmen. Dorsal und ventral geht die Falte ohne erkennbaren Übergang in die Körperhypodermis über; unterscheidet sich aber von dem ventral an sie grenzenden Teil durch die größere Anzahl und mehrschichtige Lagerung der Kerne, während die ihr dorsal benachbarte Hypodermis, da diese durch die Einfaltung etwas verdickt ist, eine ähnliche Anhäufung

und Lagerung der Kerne zeigt. Im Innern der Falte liegen einige Blutzellen (Fig. 7. bz.) von geronnenem Blute umgeben. Am Innenrande des dorsalen Teiles liegen ähnliche Zellen, wahrscheinlich der Rest des degenerierten Narbengewebes. Weiter dem Körperinnern zu sieht man noch auf der Abbildung einen neuge-

Figur 8.

bildeten Muskel. (Fig. 7. m.) Die Imaginalscheibe des unversehrten linken Vorderflügels ist bei dem betreffenden Tier schon ziemlich weit entwickelt und besteht aus einer großen Scheibe mit stark verdickten Wandungen.

Ein etwas älteres Stadium der regenerierten Imaginalscheibe wurde bei einem anderen ebenfalls 45 Tage nach der Operation fixierten Tiere gefunden. Es bildet hier die Flügelanlage eine etwas

größere Falte, die in ähnlicher Weise wie die erwähnte dorsalwärts von verdickter Hypodermis begrenzt wird. Sie unterscheidet sich aber dadurch von dem jüngeren Stadium, daß ihre Wandungen sich durch Zellteilung, was man an einigen in ihr sichtbaren Mitosen erkennt, verdickt sind.

Figur 9.

Figur 10.

Im weiteren Verlauf der Entwicklung weicht das Wachstum der neugebildeten Imaginalscheiben etwas von dem normalen Verhalten ab. Sie werden nämlich nicht so wie die normalen Flügelanlagen in eine durch Einfaltung der benachbarten Hypodermis entstandene Tasche verlagert, sondern liegen frei in einem Hohlraum, der durch Zurückweichen der Hypodermis vom Chitin bei der Bildung der Flügelfalte entstanden ist. In diesem offenen

Hohlraum wachsen die Imaginalscheiben bedeutend heran, (Fig. 8. u. 9. J.), wobei sich besonders die beiden Wandungen stark verdicken, wie es auch bei der normalen Entwicklung vorkommt (Fig. 9.). Je mehr nun die Flügelfalten in die Länge wachsen, desto mehr muß ihre Ansatzstelle dorsalwärts hinaufrücken, da die ersten Anlagen dicht über der Beinwurzel entstehen. Hierdurch wird auch der Ursprung der Flügelimaginalscheibe vom Wundschorf weit abgerückt, wobei auch der Hohlraum am Wundschorf, in dem sich die erste Entwicklung des Flügels abspielt, verschwindet (Fig. 10). Die regenerierte Flügelanlage stellt dann in ihren ältern Stadien eine seitlich am Thorax herabhängende Falte dar und stimmt dann in ihrem Aussehen und in ihrer histologischen Beschaffenheit vollkommen mit der normalen überein und unterscheidet sich nur durch ihre geringe Größe von der normalen.

Je mehr sich die Larve der Verpuppung nähert, umsomehr wachsen die Flügelanlagen in die Länge und müssen ihre Wandungen, da der ihnen zur Verfügung stehende Raum klein ist, in zahlreiche kleine Falten legen (Fig. 11).

Eine merkwürdige Bildung wurde bei einem Tier, das kurz vor der Verpuppung 4 Wochen nach der Operation fixiert war, beobachtet. An Stelle einer regenerierten Flügelanlage besaß das Tier nämlich eine kleine, runde, aus Hypodermis gebildete Blase, in die ein Tracheenast hineinging. Die Hypodermiszellen dieses Gebildes sandten ähnliche Fortsätze aus, wie sie bei den Wandzellen der Flügelanlage ausgebildet werden. Wir haben es hier anscheinend mit einer unvollkommenen Regeneration zu tun.

Was nun die Entwicklung der regenerierten Imaginalscheibe bei solchen Larven betrifft, die sich nach der Operation noch ein- oder zweimal häuteten, so habe ich davon leider nur ältere Stadien erhalten. Es wurden bei diesen Tieren nicht die ausgebildeten Imaginalscheiben entfernt, wie bei den oben beschriebenen (diese wird ja erst nach der letzten Häutung angelegt), sondern nur die Hypodermis unter der Chitinleiste, aus der die Imaginalscheibe hervorgeht, herausgeschnitten. Diese älteren Stadien der Flügelanlage (Fig. 11), sind von denen der linken unverletzt gebliebenen Seite weder der Größe noch dem Aussehen nach verschieden. Es läßt sich durchaus mit großer Wahrscheinlichkeit der Schluß ziehen, daß die Entwicklung der Imaginalscheibe aus der neuge-

bildeten Hypodermis bei diesen Larven, da sie nicht unter dem beengenden Einfluß des Wundschorfs standen, in derselben Weise wie die normale vor sich gegangen ist.

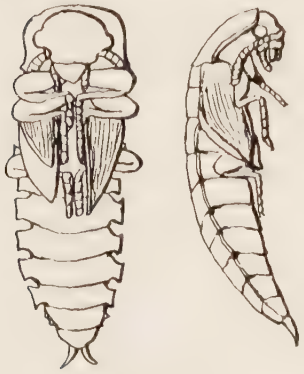
d. Die Verpuppung.

Die Verpuppung, die bei allen Tieren zur selben Zeit etwa von Mitte April bis Mitte Mai stattfindet, ist deswegen von großem

Figur 11.

Interesse, da an den Puppen die Regenerate der Flügel zuerst äußerlich sichtbar werden. Es kommt dann auch ein großer Unterschied in der Größe und Ausbildung der Regenerate zutage zwischen den Tieren, die im letzten Larvenstadium operiert wurden und denen, die sich nach der Operation noch ein- oder zweimal gehäutet hatten. Die Puppen der letzteren unterscheiden sich nämlich fast gar nicht von den normalen, da die regenerierten

Vorderflügel beinahe die normale Länge erreichen. Bei genauerem Hinsehen bemerkt man aber, daß die neugebildeten Vorderflügel die Hinterflügel nicht vollständig bedecken, sondern die Spitze des Hinterflügels etwas über die Elytre hervorsteht. (Fig. 12. b.) Es ist also der regenerierte Vorderflügel bei diesen Puppen etwas kleiner wie der normale Vorderflügel. Dieser Größenunterschied wird übrigens, wie wir später sehen werden, bei den Käfern nicht mehr ausgebessert.



Figur 12 (a, b).

Das Aussehen der Puppen, die aus im letzten Stadium operierten Larven hervorgegangen sind, ist je nach der Größe und Ausbildung des Regenerates des Vorderflügels, das fast alle aufweisen, verschieden. Der unverletzt gebliebene Hinterflügel bedeckt in normaler Weise das hintere Beinpaar und wird von den vorderen beiden Beinpaaren bedeckt. War nun der Vorderflügel etwa zu $^2/_3$ regeneriert, so ist er auch noch lang genug, um sich dem Hinterflügel aufzulegen und unter das Vorder- und Mittelbein zu schieben. Er läßt aber dann einen großen Teil des Hinterflügels unbedeckt (Fig. 12. a.). Dieses Verhalten zeigte eine größere Anzahl Puppen in übereinstimmender Weise, woraus man vielleicht schließen darf, daß bei im letzten Larvenstadium operierten Larven diese Art der Regeneration des Vorderflügels vorherrschend ist.

Waren die Regenerate kleiner, dann kam es häufig vor, daß bei der Häutung das Chitin neben dem regenerierten Flügel einriß und eine kleine blutende Wunde entstand. Diese Verletzung kommt davon, daß bei der Verpuppung, wo die stark zusammengefalteten Flügel der Larve durch Einpumpen mit Blut ausgestreckt werden, auf das Regenerat des Vorderflügels dessen Ansatzstellen von zartem neugebildeten Chitin bekleidet werden, ein zu hoher Blutdruck ausgeübt wird. Das Chitin reißt ein und das Blut wird anstatt in den regenerierten Vorderflügel nach außen gepreßt. Es gelang aber fast allen verletzten Puppen, die Wunde zu verschließen und sich zu Käfern zu entwickeln, die sich allerdings meist nur unvollkommen aus der Puppenhaut befreien konnten.

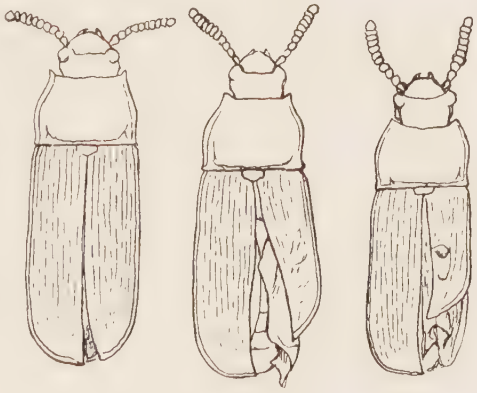
Bei denjenigen Puppen, die sich mit kleinem Regenerat normal

häuteten, war der regenerierte Vorderflügel nicht lang genug, um sich unter die vorderen Beinpaare zu schieben. Die Regenerate bedeckten dann als kleine schuppenförmige Gebilde die Ansatzstelle der normal ausgebildeten Hinterflügel.

Eine Verlagerung der Beine, wie sie Megušar an einer Puppe, die aus einer im letzten Larvenstadium operierten Larve hervorgegangen war, indem nämlich das Hinterbein über und das Mittelbein unter dem Flügel gelagert wird, habe ich bei meinen Puppen nicht beobachtet.

e. Die Käfer.

Bei den Käfern treten dieselben Unterschiede in der Größe des Regenerates auf, wie wir sie schon bei den Puppen beobachtet haben. Die Käfer, die aus Larven entstanden sind, die sich nach der Operation ein oder zweimal häuteten, weisen eine beinahe vollkommenes Regenerat des Flügels auf. Der regenerierte Vorderflügel ist aber meist etwa 1 mm kürzer wie der normale und außerdem an seinem unteren Ende etwas schmaler, so daß der Hinterflügel am unteren Ende und seitlich etwas hervorsteht. (Fig 13. a.) Die Häutung aus der Puppenhaut vollzog sich beinahe bei allen Tieren gut, nur 2 Tieren gelang es nicht, die Puppenhaut von den Flügeln glatt abzustreifen.



Figur 13 a b c

Bei den Käfern, die aus Larven entstanden waren, die im letzten Larvenstadium operiert wurden, kam es sehr häufig vor, daß die Häutung aus der Puppe nicht gelang. Vor allem war es denjenigen Käfern, die bei der Verpuppung verletzt worden waren, nicht möglich, die Puppenhaut ganz zu entfernen, sondern es blieb entweder das ganze Tier, meist aber nur der rechte Hinterflügel in der Puppenhaut stecken. Im ersteren Falle blieben die Flügel in derselben Lage wie bei der Puppe, wurden also nicht auf dem Rücken zusammengelegt. Bei der Erhärtung des Chitin

wurden die Elytren wie das Brustschild und der Kopf schwarz gefärbt, gleichzeitig gingen hier die Puppenhaut in kleinen Stücken los. Der weiche Hinterleib konnte dagegen nie aus der Puppenhaut herausgezogen werden.

Die Größe der Regenerate war bei diesen Käfern äußerst verschieden. Sie schwankte von 2—9 mm, doch zeigte ein Teil der Tiere in der Größe und Beschaffenheit des Regenerates eine gewisse Übereinstimmung. Hier betrug die Länge des Regenerates durchschnittlich 8 mm. Das Regenerat war auf dem Rücken in normaler Weise mit der linken Elytre zusammengelegt. Da aber der regenerierte Flügel kürzer und schmaler war wie der normale, blieb ein großer Teil des rechten Hinterflügels unbedeckt (Fig. 13. b. u. c.). Außerdem waren in den regenerierten Elytren die feinen Längsriefen nicht immer markant ausgebildet und es kam häufig vor, daß in den Regeneraten Unebenheiten und kleine Falten auftreten.

Bei den Käfern, die einen kleineren regenerierten Vorderflügel besaßen, war das Regenerat meist zusammengefaltet und mit seiner Spitze ventralwärts und seitwärts gerichtet. Die Flügel der anderen Seite konnten nur in wenigen Fällen in ihre normale Lage auf den Rücken gebracht werden. Sie hingen dann meist an der Seite herab, wobei die Spitzen der Elytren in ähnlicher Weise umgebogen waren, wie es auch Tornier (1901) bei Tenebrio beobachtete. Ebenso hing der rechte Hinterflügel an dem oft die Puppenhaut hängen blieb, seitlich herab. Es kommen diese Unregelmäßigkeiten hauptsächlich daher, daß den Käfern, da der rechte regenerierte Vorderflügel anormal klein war, die Entfernung der Puppenhaut und damit auch das Ausstrecken der Flügel erschwert war. Diese Beobachtungen stimmen mit denen v. Ubischs an L. Dispar überein. Auch die Schmetterlinge mit kleinen Regeneraten konnten sich meist nur schlecht aus der Puppenhaut befreien.

Es wurden im ganzen 59 Käfer und 8 Puppen aus Larven, denen der rechte Vorderflügel amputiert wurde, erhalten. Über die Länge der Regenerate, Dauer der Versuchszeit und Aussehen der Tiere, gibt Tabelle 2 (für die Käfer) und 3 (für die im Puppenstadium fixierten Tiere) Aufschluß. Die Länge der Regenerate wurde am inneren Rand von der Wurzel bis zur Spitze in mm gemessen.

Von den Käfern, denen in der Larve die Anlagen des Hinterflügels entfernt wurde, wurden nur 3 kleine Regenerate erhalten

Tabelle 2 (zu Seite 22).

Nr.	Datum der Operation	Datum des Ausschlüpfen	Länge des Regenerates mm	Länge d. normal. Vorderflügels mm	Bemerkungen
1.	17. III. 11.	19. VI. 11.	3	8	In der Puppenhaut.
2.	„	3. VII. 11.	10	11	Als Larve einmal nach O. gehäutet.
3.	„	22. VI. 11.	—	10	reg. Flügel getrocknet u. abgebrochen.
4.	„	14. VII. 11.	5	6	In der Puppenhaut.
5.	„	13. VII. 11.	9	11	Als Larve einmal n. O. gehäutet.
6.	19. V. 11.	10. VII. 11.	7,5	10	
7.	„	„	8	„	
8.	„	„	3	„	unvollständig gehäutet.
9.	„	12. VII. 11.	5	9	
10.	„	14. VII. 11.	3	6	In der Puppenhaut.
11.	17. V. 11.	12. VII. 11.	0	11	
12.	„	„	0	11	Hinterflügel der r. Seite vertrocknet.
13.	26. X. 11.	22. V. 12.	10,5	„	Als Larve noch zweimal n. O. gehäutet.
14.	„	23. V. 12.	„	„	„
15.	„	29. V 12	„	„	„
16.	„	1. VI. 12.	„	„	„
17.	„	20. VI. 12.	11	„	„
18.	27. X. 11.	17. V. 11.	10,5	„	„
19.	„	8. VI. 12.	„	„	„
20.	14. XII. 11.	1. V. 12.	9	10	Als Larve einmal nach O. gehäutet.
21.	„	24. V. 12.	11	11	„
22.	„	3. VI. 12.	10	12	„
23.	„	16. V. 12.	11	12	„
24.	23. II. 12.	13. V. 12.	9	12	Elytren auseinanderklaffend.
25.	„	20. V. 12.	2	11	
26.	„	„	8	10	Regenerat hängt seitlich herab.
27.	„	22. V. 12.	8	10	
28.	„	„	8	11	
29.	„	23. V. 12.	4	6	In der Puppenhaut.
30.	„	„	5	11	Regenerat hängt seitlich herab.
31.	„	„	9	„	
32.	„	24. V. 12.	3	10	Flügel der r. Seite in der Puppenhaut.
33.	„	25. V. 12.	7	11	Regenerat hängt seitlich herab.
34.	„	„	6	10	„
35.	„	„	2	8	Puppenhaut unvollständig entfernt.
36.	„	28. V. 12.	6	8	„
37.	„	„	6	8	„
38.	„	„	9	11	
39.	„	„	8	„	

Nr.	Datum der Operation	Datum des Ausschlüpfen	Länge des Regenerates mm	Länge d. normal. Vorderflügels mm	Bemerkungen
40.	23. II. 12.	31. V. 12.	3	10	Normale Flügel seitlich herabhängend
41.	„	1. VI. 12.	3	11	Rechter Hinterflügel abgebrochen.
42.	„	„	6	10	Regenerat dicht gehäutet.
43.	„	6. VI. 12.	4	7	In der Puppenhaut.
44.	„	8. VI. 12.	5	6	In d. Puppenhaut r. Mittelbein kleiner.
45.	„	10. VI. 12.	2	8	In d. Puppenh. r. Vord.- u. Mittelb. klein
46.	„		8	11	In d. Puppenhaut r. Mittelbein kleiner
47.	„		10	„	Als Larve einmal n. O. gehäutet.
48.	„	12. VI. 12.	„	„	„
49.	„	20. VI. 12.	9,5	10	„
50.	„	22. VI. 12.	11	11,5	„
51.	2. III. 12.	23. V. 12.	8	11	
52.	„	„	2	10	Rechter Hinterflügel in der Puppenhaut.
53.	„	31. V. 12.	8	11	r. Mittelbein kleiner.
54.	„	„	3	„	
55.	„	6. VI. 12.	5	10	
56.	„	„	4	9	Puppenhaut unvollständig entfernt.
57.	„	„	—	8	Regenerat bei der Häutung abgebrochen.
58.	„	13. VI. 12.	10	11	Als Larve einmal n. O gehäutet
59.	„	15. VI. 12.	10	„	„

Tabelle 3 (zu Seite 22).

Nr.	Datum der Operation	Datum der Häutung	Länge des Regenerates mm	Normal. Vorderflügel mm	Bemerkungen
1.	17. III. 11.	29. V. 11.	6	7	Als Larve einmal n. O. gehäutet.
2.	„	12. VI. 11.	6	8	„
3.	„	„	5	7	
4.	23. II. 12.	29. IV. 12.	5	7,5	
5.	„	10. V. 12.	2	6	Bei der Häutung verletzt.
6.	„	„	2	4	„
7.	„	17. V. 12.	5	7	
8.	31. VI. 11.	4. VII. 11.	0	4	

(s. Tabelle 4). Merkwürdig ist, daß ähnlich wie bei der Regeneration des Vorderflügels, auch hier der unverletzt gebliebene Flügel derselben Seite in zwei Fällen in Mitleidenschaft gezogen ist. In einem Fall ist er in der Puppe vertrocknet, im andern ist er in der Puppenhaut stecken geblieben.

Tabelle 4.

Nr.	Datum der Operation	Datum des Ausschlüpfen	Länge d. regenerierten Hinterflügels mm	rechtes Hinterbein	Bemerkungen
1.	18. III. 11.	22. V. 11.	0	verkleinert.	rechte Elytre vertrocknet.
2.	„	„	0	„	
3.	„	19. VI. 11.	3	„	rechte Elytre in der Puppenhaut.
4.	19. V. 11.	„	5	normal	
5.	22. VI. 11.	13. VII. 11.	5	„	

Ich muß hier noch eine Beobachtung, die Megušar bei Flügelregeneration von Tenebrio gemacht hat, besprechen. Megušar fand nämlich, daß die von ihm erhaltene Puppe, die sich ohne vorherige Häutung nach der Operation der Flügelanlagen einer Seite verpuppt hatte, ein stark verkleinertes Hinterbein aufwies. Ebenso wurde bei Amputation des Hinterbeines der Hinterflügel verkleinert. Ich habe die erste Beobachtung auch bei meinen Tieren gemacht und fand auch, daß bei Regeneration des Vorderflügels manchmal auch das Mittelbein, in einem Falle sogar auch das Vorderbein verkleinert war. Ich glaube, daß diese Regulation von der Größe der Verletzung abhängt; ist nämlich der Eingriff sehr tief, so wird dem direkt unter der Flügelanlage inserierenden Beine Substanz entzogen, und es dadurch in der Entwicklung gehemmt. Bei den Tieren aber, die nach dem Eingriff noch eine Larvenhäutung durchmachten, trat eine Verkleinerung des Beines nicht ein, da hier in der langen Zeit, die zwischen der Verletzung und der Verpuppung vergangen war, ein Einfluß der Verwundung auf das Bein wieder aufgehoben werden konnte.

f. Versuche an Puppen.

Die Flügelregenerationsversuche an Puppen verliefen ergebnislos. Es wurden im ganzen 8 Tieren der Vorder- und Hinter-

flügel einer Seite an der Insertionsstelle entfernt. Die Wunde wurde wie bei den Larven mit schwarzem Schorf verschlossen. Schon 2 und 4 Tage nach dem Eingriff entwickelte sich je ein Käfer aus den so behandelten Puppen, denen es aber nicht gelang, die Puppenhaut mit dem Wundschorf abzustreifen. Diese Käfer gleichen ganz den oben erwähnten Käfern, die sich aus verletzten Puppen entwickelten und auch in der Puppenhaut stecken blieben. Natürlich konnten diese beiden Käfer so kurze Zeit nach der Operation keine Regeneration aufweisen. Drei Wochen nach der Operation entwickelten sich 2 weitere Puppen zu Käfern. Auch diese beiden Käfer konnten sich nicht mehr aus der Puppenhaut befreien, und zeigten an der Operationsstelle noch die mit Schorf bedeckte Narbe. Auch hier wurde eine Regeneration nicht beobachtet.

Hierher gehört noch eine Beobachtung, die ich an einer kurz vor dem Ausschlüpfen operierten Larve machte. Diese Larve verwandelte sich 6 Tage nach Operation des rechten Vorderflügels in eine Puppe. Nach der Häutung wies sie an der Operationsstelle noch die mit Wundschorf bedeckte Narbe auf. In analoger Weise beobachtete Tornier, daß die Puppen von Tenebrio molitor, denen kurz vor dem Ausschlüpfen aus der Larve ein Bein amputiert war, an Stelle des Beines noch die mit schwarzem Schorf bedeckte Wunde zeigten. Bei der älteren Larve bleibt wohl deswegen die Regeneration aus, weil in der kurzen Zeit zwischen Operation und Verpuppung der Flügel nicht mehr (oder nur unvollkommen) wiedergebildet werden kann.

Es scheinen also die Flügel in der Puppe nicht mehr regenerationsfähig zu sein. Es wird dies auch durch eine Beobachtung Megušars bestätigt, der zufällig einer Puppe von Hydrophilus piceus die Elytren mit einer Pinzette durchstach und eine Heilung der beiden durch diesen Stich entstandenen Verletzungen weder bei der Puppe noch beim Käfer beobachtete.

Diese Beobachtungen an Puppen lassen sich nicht mit einer Entdeckung von Werber (1908) am fertigen Mehlkäfer vereinigen. Werber entfernte nämlich den ausgewachsenen Käfern Vorder- und Hinterflügel, entweder auf beiden, oder nur auf einer Seite. Während ihm im ersteren Falle sämtliche Käfer zugrunde gingen, gelang es ihm in der zweiten Versuchsreihe, einen einseitig operierten Käfer am Leben zu erhalten. Es gingen bei diesem

Tier während der ersten 10 Tage nach der Operation durch Austrocknen auch die Flügel der linken Seite verloren. 10 Tage nach der Operation beobachtete dann Werber, daß auf beiden Seiten an der Insertionsstelle kleine Flügel auftraten, die außerordentlich rasch heranwuchsen und schon nach 3 Tagen wieder die Hälfte des Abdomens erreicht hatten. Eigentümlicherweise war das Tier am ganzen Körper mit kleinen Hautfetzen bedeckt, was Werber als eine imaginale Häutung deutet. Das Tier wird dadurch, daß die regenerierten Flügel nach ventralwärts umgeschlagen sind und noch durch die Hautfetzen, die auf dem Körper zerstreut sind, einem Käfer merkwürdig ähnlich, der sich nicht ganz aus der Puppenhaut befreien konnte, da bei einem solchen die Flügel auch immer ventralwärts herabhängen, und der Körper mit der sich in Fetzen ablösenden Puppenhaut bedeckt ist.

Bei diesem Versuche Werbers fällt vor allem auf, wie rasch die Flügel beim Käfer wiedergebildet werden, so daß sie schon 3 Tage nach dem Auftreten wieder die halbe Länge des Abdomens erreichen. Dieser Beobachtung kann ich nur entgegenhalten, daß in der Larve die Entwicklung des regenerierten Flügels mehrere Wochen dauert. Ist doch allein der hypodermale Wundverschluß oft erst nach 10—14 Tagen fertiggestellt, daß ferner in älteren Stadien operierte Larven nur noch unvollkommene und kleine Regenerate zeigen, daß schließlich in der Puppe, wo man noch eher Regeneration erwarten könnte, die entfernten Flügel nicht mehr wiedergebildet werden. Es werden außerdem auch von der Larve die Flügel öfters nur zu 2—4 mm regeneriert, erreichen also oft in $1^1/_2$—2 Monaten nicht die Länge, wie Werbers Regenerate beim fertigen Käfer in drei Tagen. Durch alle diese Tatsachen wird also die Beweiskraft der Beobachtungen Werbers abgeschwächt, besonders unwahrscheinlich aber ist eben das überaus schnelle Heranwachsen eines so komplizierten Organes, wie es der Insektenflügel darstellt.

g. Zusammenfassung.

Die vorliegenden Untersuchungen erweitern die Resultate, die Megušar bei Flügelregenerationsversuchen mit Larven von Tenebrio molitor an 3 Käfern erhalten hat. Megušar war der Ansicht, daß er auch bei den Larven, die sich nochmals häuteten, die in Anlage begriffenen Flügel amputierte und sagt deshalb, daß

die Regeneration der Flügelanlage dem Alter der Tiere invers proportional ist. Nun ist aber gezeigt worden, daß nur den Larven des letzten Larvenstadiums die Flügelanlagen bei der Operation entfernt werden, dagegen bei den in früheren Stadien nur der Teil der Hypodermis, aus der die Flügelanlage entsteht. Wir müssen demnach sagen, daß die Flügelregeneration von der Ausbildung der Imaginalscheibe zur Zeit des Eingriffs abhängt. Wird nur die Hypodermis, aus der die Flügelanlage entsteht, bei den jüngeren Larven, entfernt, so ist die Regeneration beinahe vollkommen. Bei Entfernung der Anlage im letzten Larvenstadium tritt nur noch Regeneration bis höchstens zu $^2/_3$ der normalen Länge ein.

Die Untersuchungen an Tenebrio molitor bilden ein Analogon zu den Resultaten, die Meisenheimer (1908) und v. Ubisch (1911) bei dem Schwammspinner (L. dispar) erhielten. Die Raupe von L. Dispar ist in ähnlicher Weise wie Tenebrio befähigt, die herausgenommenen Flügelimaginalscheiben aus der Hypodermis neu zu bilden, so daß Puppen und Schmetterlinge in vielen Fällen ziemlich vollständig regenerierte Flügel aufweisen.

Dieses übereinstimmende Verhalten der Coleopterenlarven und Lepidopterenraupen bei der Regeneration der Imaginalscheiben läßt wohl den Schluß zu, daß auch bei den anderen holometabolen Insektenklassen die Flügelimaginalscheiben regenerationsfähig sind. Doch wird es große experimentelle Schwierigkeiten haben, diese Regeneration bei diesen Larven zu untersuchen. Versuche, die in dieser Richtung von mir an Phryganiden Larven angestellt wurden, blieben leider erfolglos.

C. Versuche mit Periplaneta orientalis.

Da bei Periplaneta nur noch die Männchen gut ausgebildete Flügel besitzen, wurden zu den Versuchen meist männliche Larven genommen. Einem Teil der männlichen Larven wurde ein Flügel einer Seite entweder der Vorder- oder der Hinterflügel vollständig entfernt. Die ziemlich bedeutende Wunde wird wie bei allen Insekten mit schwarzem Wundschorf verschlossen. Auch konnte ein Narbengewebe, wie es bei Tenebrio beschrieben wurde, beobachtet werden. Nach halbjähriger Versuchsdauer erhielt ich, ohne daß die Larven sich vorher häuteten, sieben Imagines, denen der

in der Larve amputierte Flügel fehlte. Die Wunde an der Ansatzstelle war gut verheilt. Es ist also bei Periplaneta das Vermögen der Regeneration des total entfernten Flügels im letzten Larvenstadium vollständig erloschen. Doch auch schon im vorletzten Stadium tritt bei der männlichen Periplaneta, wie aus Versuchen von Megušar (1910) hervorgeht, keine Flügelregeneration mehr ein, obgleich Periplaneta sonst ein großes Regenerationsvermögen der Beine und Antennen besitzt.

Einem anderen Teil der männlichen Larven desselben Stadiums wurden nur die Flügelspitzen des rechten Vorder- und Hinterflügels, etwa 2 mm von den 5 mm langen larvalen Flügeln abgeschnitten. Auch bei dieser Verwundung wird der Rand des Flügels mit einem schwarzen Schorf verschlossen. Ebenfalls nach halbjähriger Versuchsdauer entwickelten sich 14 Tiere zu Imagines, die in ihrem Aussehen vollkommen übereinstimmten. Es fehlten nämlich den stehengebliebenen Flügelstümpfen der rechten Seite die Spitzen und das Verhältnis der Flügelstümpfe zu den normalen Flügeln des Imago war das gleiche wie das entsprechende bei der Larve. Bis zum Schnittrande war in den Flügelstümpfen die normale Aderung ausgebildet. Am Rande selbst war der Flügelstumpf etwas abgerundet und ein schmaler heller Randsaum, an dem die Adern plötzlich wie abgeschnitten abbrachen, wie an dem normalen Flügel, ausgebildet. Die stehengebliebenen Basen der Flügel hatten also ganz das Aussehen von normalen Flügeln, denen die Spitze fehlt.

Die Tiere dieses wie des ersten Versuches waren sonst ganz normal. Die unverletzten Flügel der andern Seite hatten die normale Größe und Gestalt, ohne sich irgendwie kompensatorisch zu verkleinern.

Es wurden nur 10 weiblichen Larven der rechte Vorderflügel total entfernt. Von diesen schlupfte nach halbjähriger Versuchsdauer ein Tier zur Imago aus, während ein weiteres sich in eine Larve des letzten Larvenstadiums verwandelte. Beide Tiere zeigten keine Regeneration, sondern besaßen, wie die auf dieselbe Weise operierten männlichen Larven, eine mit weißem zarten Chitin bedeckte Narbe. Es ist interessant, daß Megušar, der, wie oben erwähnt, bei Periplaneta-Männchen keine Flügelregeneration erhalten hatte, bei einer im vorletzten Larvenstadium operierten weiblichen Larve ein, allerdings sehr kleines, Regenerat

des Vorderflügels erhielt. Diese Tatsache ist deswegen merkwürdig, daß ein rudimentäres, in Rückbildung begriffenes Organ, wie der Vorderflügel bei der weiblichen Periplaneta regenerationsfähig ist. Doch scheint diese Regeneration hier ein Ausnahmefall zu sein, da bei den Versuchen Megušars andere ebenso behandelte Periplaneta-Weibchen keine Regeneration zeigten. Es hat vielleicht die Art der Operation einen Einfluß auf den Verlauf der Regeneration. Ist nämlich der Eingriff nicht sehr tief, dann bleiben nicht nur die am dichtesten an den Flügel grenzenden Zellen der Hypodermis intakt, sondern es kann auch die Wunde leichter verheilen, wodurch möglicherweise das Eintreten einer Regeneration begünstigt wird.

D. Versuche mit Locustiden.

a. Platycleis grisea.

20 Tieren dieser Spezies wurden beide Flügel der rechten Seite mit einer Schere vollständig entfernt. Die Tiere befanden sich bei Ausführung der Operation im vorletzten Larvenstadium, wo die Flügel schon auf dem Rücken verlagert worden sind. Nach der Operation wurden die Tiere, bis die Wunde getrocknet und der Wundschorf gebildet war, in Glasgefäße gebracht und darauf in ein mit Grasboden bedecktes Terrarium in den Garten gesetzt. Bei dieser Behandlung hielten sich die Tiere ganz gut, doch hatte die Haltungsweise in dem größeren Terrarium den einen Nachteil, daß die Zeit der Häutung nicht bei jedem Tier, sondern nur im allgemeinen festgestellt werden konnte. 10—14 Tage nach der Operation häuteten sich die Larven zum letzten Larvenstadium, wobei der Wundschorf abgestreift wurde und an der Ansatzstelle der entfernten Flügel eine Chitinnarbe zum Vorschein kam; die Flügel der Gegenseite waren in normaler Weise weiter gewachsen. 8—10 Tage nach der letzten Häutung verwandelten sich im ganzen 4 Tiere zu der Imago. Bei den Imagines war die Wunde so gut verheilt, daß die Narbe kaum noch zu erkennen war. Eine Regeneration war aber nicht eingetreten. Abgesehen von den fehlenden Flügeln waren die Tiere von den normalen nicht unterschieden, die unverletzt gebliebenen Flügel der linken Seite waren nicht kompensatorisch verkleinert.

b. Thamnotrizon cinereus.

Es wurde hier bei 30 Tieren verschiedenen Geschlechts des vorletzten Larvenstadiums nur der rechte Vorderflügel entfernt, da der Hinterflügel bei dieser Art ganz rückgebildet ist. Beim Weibchen ist zwar auch der Vorderflügel, wenn auch nicht so stark wie der Hinterflügel rudimentär, doch konnte man auch bei rudimentärem Flügel wie der Befund Megušars bei Periplaneta vermuten läßt, Regeneration erwarten. Die Tiere wurden nach der Operation wie die Platycleis behandelt und ebenso gehalten. Die erste Häutung erfolgte schon 5—7 Tage nach dem Eingriff. 14—20 Tage danach war die Entwicklung der Larve beendet. Ich erhielt im ganzen 7 Imagines 3 ♀ und 4 ♂. Wie bei Platycleis, war auch hier die Wunde nach der ersten und noch besser nach der zweiten Häutung vernarbt, ohne daß Regeneration eingetreten wäre, der Vorderflügel der andern Seite war ebenfalls nicht kompensatorisch verkleinert.

c. Locusta viridissima.

Von Locusta wurden im ganzen 16 Tiere auf dieselbe Weise wie die oben erwähnten Arten operiert; von diesen 16 befanden sich 14 im vorletzten Larvenstadium, und 2 in dem vorhergehenden früheren Stadium. Die Operation, durch welche am Thorax eine ziemlich bedeutende Verletzung herbeigeführt wird, überstanden 4 Tiere, von denen eins an der ersten Häutung 5 Tage nach der Operation einging. Von den andern Tieren häuteten sich 2 16 Tage nach der Operation zum letzten Larvenstadium, in dem sie 14 bzw. 17 Tage verblieben. Auch hier war bei der ersten Häutung nach Abstreifung des Wundschorfes die Wunde gut vernarbt. Bei der Imago war die Wunde so gut verheilt, daß die Narbe kaum noch zu erkennen, war, doch trat eine Regeneration nicht ein. Das dritte Tier, das auf einen früheren Stadium operiert war, gelangte 14 Tage nach der Operation in das vorletzte Larvenstadium. Nach weiteren 10 Tagen machte das Tier die Häutung zum letzten Larvenstadium durch. Die Wunde war nach der ersten und noch besser nach der zweiten Häutung vernarbt, ohne daß Regeneration der Flügel eingetreten wäre; dagegen waren die Flügel der anderen Seite in normaler Weise herangewachsen.

d. Decticus verrucivorus.

Von vielen Tieren, denen die rechten Flügel entfernt wurden, konnten nur 2 Tiere, die sich weiter entwickelten, erhalten werden. Beide Tiere standen zu Anfang des Versuches im zweitletzten Larvenstadium (mußten also bis zu ihrer Entwicklung zum Imago noch 3 Häutungen durchmachen). Nach der ersten Häutung war die Wunde, wie bei den oben genannten, vernarbt. Beim Imago trat ebenfalls keine Regeneration ein, sondern es waren an Stelle der Flügel nur gut verheilte Narben zu sehen. Die Flügel der andern Seite hatten sich auch hier von Häutung zu Häutung ohne sich zu verkleinern in normaler Weise entwickelt.

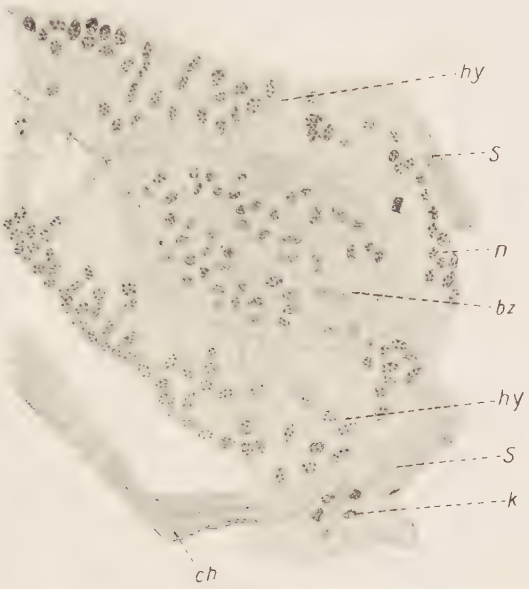
E. Versuche mit Odonaten.

a. Agrion puella.

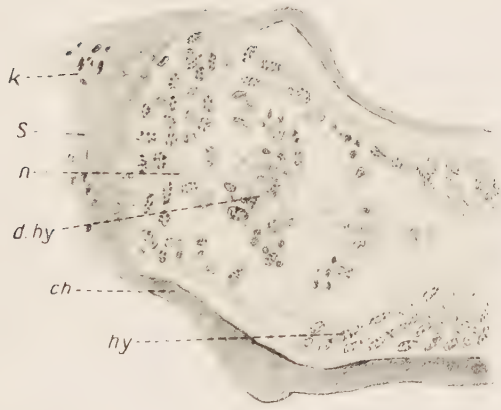
Zu diesen Versuchen wurde eine Anzahl ältere Larven, da sich jüngere Larven wegen ihrer Zartheit nicht gut verwenden lassen, auf folgende Weise operiert. Es wurden mit einer Schere beide Flügel der rechten Seite unten an der Basis abgeschnitten.

Wie bei allen Verletzungen der Insekten wird die Wunde zuerst durch das gerinnende Blut verschlossen, in dem sich neben zahlreichen absterbenden Blutzellen auch herausgetretene andere Gewebeteile finden. Dieses Blutgerinnsel färbt sich anfangs gelb und später ganz schwarz und verschließt dann, da es sehr hart und spröde wird, die Wunde ebensogut wie Chitin. Auf der Innenseite des Schorfes sammeln sich viele lebende Zellen, meist an die Wunde gewanderte Blutzellen und bilden ein kompaktes Bindegewebe, das den Wundschorf gegen die lebenden Gewebe abschließt. Es gleicht dieses Gewebe ganz dem bei Tenebrio beschriebenen Narbengewebe; auch hier konnte ich beobachten, daß Stücke des Wundschorfs, wenn sie ins Innere des Körpers gelangten, von diesem Narbengewebe eingekapselt wurden. In Fig. 14 sieht man eine am Wundrand liegende Flügelader ganz von Blutzellen (bz.) vollgepfropft, ein Beweis dafür, daß viele Blutzellen zur Wunde wandern. Gleichzeitig sieht man dort die Auflösung der Hypodermis am Wundrande, wobei sich vielleicht ein Teil der Zellen am Aufbau des Narbengewebes (n) beteiligt, während die anderen zugrunde gehen. Durch die Bildung des Wundschorfes

und des Narbengewebes wird die Wunde nur provisorisch verheilt. Der endgültige Verschluß der Wunde durch die Hypodermis erfolgt auf folgende Weise:



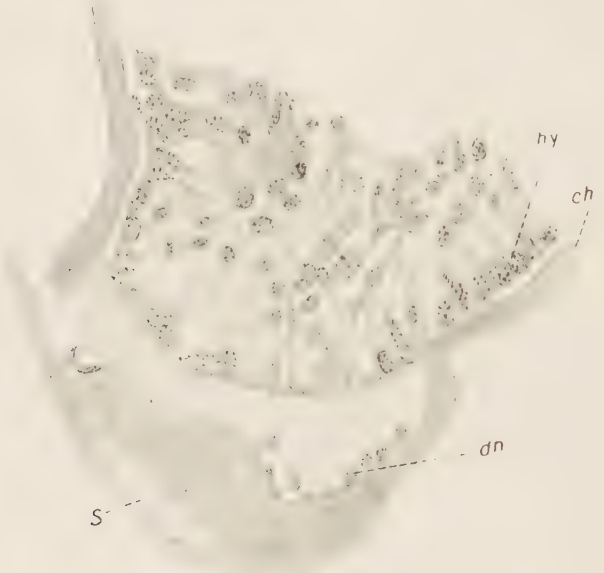
Figur 14.



Figur 15.

Die direkt vom Schnitt getroffenen Zellen der Hypodermis gehen zugrunde oder beteiligen sich an der Bildung des Narbengewebes, während die noch weiter von der Wundstelle entfernte

Region der Hypodermis sich zunächst nicht verändert (Fig. 15. hy.). Aber auch dieser Teil der Hypodermis verliert bald das Aussehen des normalen Flügelgewebes, in dem die Zellen mit ihren langgestreckten ovalen Kernen dicht aneinandergepreßt liegen. Diese eng aneinanderliegenden Zellen lockern sich nämlich auf und rücken auseinander, wobei auch die Kerne ihre längliche Gestalt verlieren und mehr rundliche Form annehmen. Durch dieses Auflockern und Auseinanderrücken der Zellen wird die Oberfläche des Gewebes vergrößert und es kommt durch dieses Ver-



Figur 16.

größern eine Vereinigung der Zellen der beiden Flügelwandungen zustande, wodurch die Wunde endgültig verschlossen wird (Fig. 16 u. 17). Sowie die Hypodermis unter dem Wundschorf wieder zusammengewachsen ist, beginnt das an den Schorf gedrängte Narbengewebe zu degenerieren (Fig. 16 u. 17. dn.).

Wir können bei der Wundheilung des Flügelstumpfes bei der Larve von Agrion dieselben Stadien beobachten, wie sie bei andern Insekten (Tenebrio, Samia promethea) auftreten. Zuerst wird die Wunde durch das gerinnende Blut, aus dem ein schwarzer Schorf hervorgeht, verschlossen, dann bildet sich aus Blutzellen

ein Narbengewebe, um den Schorf von den lebenden Geweben zu trennen, wobei verletzte Gewebeteile resorbiert werden, und schließlich wächst die Hypodermis, ohne daß große Zellvermehrung eintritt, über die Wunde hinüber, wodurch das Narbengewebe funktionslos gemacht wird und degeneriert.

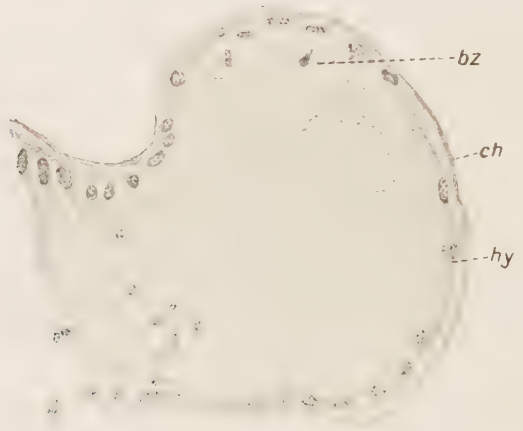
Figur 17.

Von den operierten Tieren entwickelten sich im ganzen 7 zu fertigen Libellen, von denen 3 ohne vorherige Häutung ausschlüpften, während sich 4 noch einmal häuteten (s. Tabelle 5). Bei der Häutung der Larven zu Nymphen (wie das letzte Larvenstadium

Tabelle 5.

Nr.	Datum der Operation	Datum der ersten Häutung n. O.	Datum des Ausschlüpfen	Regenerat.	Bemerkungen
1.	9. III. 11.	—	27. IV. 11.	0	
2.	„	25. III. 11.	28. IV. 11.	0	Regenerat des. r. Hinterbeines.
3.	„	27. III. 11.	29. IV. 11.	0	
4.	21. III. 11.	„	3. V. 11.	0	Flügelstumpf größer.
5.	„	28. III. 11.	5. V. 11.	0	
6.	25. III. 11.	—	25. IV. 11.	0	
7.	„	—	3. V. 11.	0	

hier bezeichnet wird), wurde der schwarze Wundschorf abgestreift und es waren die stehengebliebenen Basen der Flügel als kleine Stümpfe sichtbar. Ein Tier wurde kurz nach der Häutung fixiert und in Längsschnitte zerlegt. Beide Flügelstümpfe waren hier von Chitin bedeckt, welches die Hypodermis ausgeschieden hatte. Das Narbengewebe war schon resorbiert und mit dem Wundschorf abgestreift. Während nun der Hinterflügel nur aus einem kleinen aus Hypodermis gebildeten Stumpf besteht, zeigt der etwas größere Rest des Vorderflügels (Fig. 18) an seinem distalen Ende eine eigentümliche mit Blut ausgefüllte Blase, deren Wandungen aus dünnem



Figur 18.

und einschichtigen Hypodermisepithel besteht. Diese Blase ist wahrscheinlich dadurch entstanden, daß bei der Häutung, wo die Flügel durch Einpumpen von Blut vergrößert werden, auf dem Flügelstumpf derselbe Druck ausgeübt wurde, wie bei den normalen Flügeln. Es wurde nun dadurch die Stumpf verschließende Hypodermis mit dem von ihr abgeschiedenen zarten Chitin ausgedehnt und dadurch diese Blase geschaffen. Ähnliche Blasen wurden an dem regenerierten Flügel von Aeschna und Anax, wie wir weiter unten sehen werden, beobachtet.

Sämtliche auf dem Larvenstadium operierte Imagines zeigten keine Regeneration. Die Wunde war immer gut verheilt, doch waren die Stümpfe der Flügel nicht vergrößert worden, sondern waren als kleine Höcker an den Ansatzstellen der abgeschnittenen

Flügel sichtbar. Bei einem Tier, das sich als Larve noch einmal gehäutet hatte, war ein größerer Rest des Vorderflügels stehen geblieben, in dem die unverletzt gebliebenen untersten Enden der vier Längsadern fest miteinander verschmolzen und verlötet waren (Fig. 19. a.). Doch hatte der Stumpf dabei keine Teile neugebildet, sondern die Verschmelzung der Adern ist wohl durch Wundheilung entstanden. In ganz ähnlicher Weise wurde auch bei Äschenalarven (s. S. 42) eine Verschmelzung der Längsadern beobachtet. Ein anderes Tier hatte das rechte Hinterbein, das durch einen irgendeinen Zufall verloren gegangen war, regeneriert;

Figur 19 a, b.

es scheinen hier also wie bei Äschna die Beine regenerationsfähiger zu sein als die Flügel. Die unverletzt gebliebenen Flügel der linken Seite waren nicht verkleinert, sondern unterschieden sich in nichts von den normalen.

b. Äschna cyanea.

Ehe auf die Beschreibung der Versuche selbst eingegangen werden kann, möchte ich einige allgemeine Angaben über die Entwicklung und die Lebensweise der Larven von Äschna machen.

Das Wachstum der Larven, deren Entwicklung ein Jahr dauert, ist durch die periodischen Häutungen charakterisiert. Die genaue Anzahl der Häutungen ist nicht bekannt. Die jüngsten von mir, Ende August im Freien gefangenen machten noch 4 Larvenhäutungen durch, ehe sie das letzte Stadium, die sog. Nymphe erreichen; die größte Mehrzahl der im August gefangenen Larven befand sich auf dem drittletzten Stadium, häuteten sich also bis zum letzten Larvenstadium noch dreimal. Die im Oktober gefangenen Larven hatten meist das vorletzte Larvenstadium erreicht oder waren schon zu Nymphen herangewachsen.

Die Larven, die von Ende August an beobachtet wurden, häuteten sich Ende Septemper, Anfang Oktober zum erstenmal (s. Tabelle 6 u. 7). Von dieser Häutung an blieben sie den ganzen Winter hindurch auf dem Stadium stehen, das sie Ende September erreicht hatten, und häuteten sich erst wieder von Mitte Februar nächsten Jahres an, verweilten also meist etwa 5 Monate auf demselben Stadium. Die vom Oktober an beobachteten Tiere des vorletzten Larvenstadiums häuteten sich erst wieder im Mai, blieben also auch den ganzen Winter über auf demselben Stadium. Die zur selben Zeit beobachteten Nymphen schlüpften wie die übrigen Tiere erst im Juni aus, blieben also 7 Monate auf dem Nymphenstadium, während die Larven, die sich normalerweise Mitte Mai zu Nymphen verwandelten, nur $1^1/_2$—2 Monat im letzten Larvenstadium verweilten. Alle Tiere beendeten, obgleich sie in verschiedenen Larvenstadien überwinterten, ihre Entwicklung zur selben Zeit und verwandelten sich im Juni und Anfang Juli zu Imagines.

In der Winterruhe ist nicht nur die Entwicklung der Äschenalarven gehemmt, sondern es verlaufen auch die anderen Lebensprozesse langsamer. So ist vor allem die Nahrungsaufnahme der Larven im Winter viel geringer, als im Herbst und besonders im Frühjahr, wo die Freßlust der Larve ihren Höhepunkt erreicht. Es ist interessant, daß die Winterruhe bei Larven beobachtet wurde, obgleich sie im Aquarium im geheizten Zimmer bei durchschnittlich 15° C gehalten wurden.

Die larvalen Flügelanlagen liegen mit ihren Ansatzstellen unter einer Chitinfalte, welche sich von der Mitte des oberen Randes des Mesothorax über beide Thoracalsegmente an dem oberen Rand des Mesothorax hinzieht. Sie sind schon im fünftletzten Stadium äußerlich sichtbar und werden von Häutung zu Häutung vergrößert.

Da die Aderung des fertigen Flügels für die folgenden Versuche wichtig ist, muß kurz auf sie eingegangen werden. Am Grunde des Flügels entspringen 6 Längsadern. Die Vorderrand (Costalader) (Fig. 20. 1.) dann die Subcostalader (2), die an einer verdickten markanten Querader dem Nodulus (n) endigt. Ferner die Hauptlängsader des Flügels, der Radius (3). Zwischen dieser und der vierten Längsader (Cubitus) (4) liegt ein adernfreies Flügelstück, die Basalzelle (b) von einer Querader, dem Arculus (ar) begrenzt, von welcher 2 Längsadern, die Sectores radiales entspringen 3 a und b);

zwischen der vierten und fünften Längsader, dem Cubitus porticus (5) liegt das charakteristische aus 5 oder 4 Zellen bestehende Flügeldreieck (d). Die sechste Längsader, die Hinterrandader, begrenzt den Flügel an der unteren Kante.

Die Larven wurden im Aquarium mit reichlichem Pflanzenwuchs gehalten. Als Futter dienten besonders Regenwürmer, daneben Corethralarven und Kaulquappen, auch wurden sie im Winter ab und zu mit rohem Fleisch gefüttert. Als die Zeit des Ausschlüpfens herannahte, wurden in die Aquarien Stäbe hineingestellt, um den Tieren das Verlassen der Aquarien zu erleichtern. Die Aquarien selbst wurden dann noch in Gazekasten gestellt, wodurch ein Entweichen der Nymphen, die vor dem Ausschlüpfen auf dem Lande weite Wanderungen unternehmen können, um einen geeigneten Ort zum Ausschlüpfen zu finden, verhindert wurde.

Es wurden bei 2 größeren Versuchsreihen, von denen die eine Ende Oktober 1910 mit älteren Larven und Nymphen, die andere Ende August 1911 mit jüngeren Larven angestellt wurde, 3 verschiedene Arten von Operationen ausgeführt.

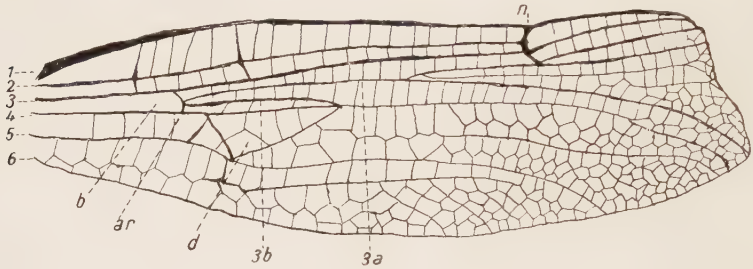
a) Abschneiden der Spitzen beider Flügel der rechten Seite;
b) totale Entfernung beider Flügel der rechten Seite;
c) Entfernung eines Beines im Trochanter bei Tieren, die nach b) operiert waren.

Die Operationen wurden mit einer Schere ausgeführt. Während der Operation verhielten sich die Tiere, da sie sich fast immer tot stellten, sehr ruhig, wodurch eine Narkose nicht notwendig war. Der Blutverlust ist bei teilweiser Entfernung der Flügel nur gering, dagegen entsteht bei der totalen Entfernung beider Flügel immer eine ziemlich große, stark blutende Wunde. Wenige Stunden nach der Verwundung wird über der Wunde der schwarze Schorf gebildet, wie er bei allen Verletzungen bei Insekten beobachtet wurde. Auch hier wird ein Narbengewebe ausgebildet, es wurde nämlich in einer nach b) operierten Larve, die sich seit der Operation schon zweimal gehäutet hatte, noch im Innern des Körpers vom Narbengewebe abgekapselte Stücke des Wundschorfs gefunden.

1. Entfernung der Flügelspitzen.

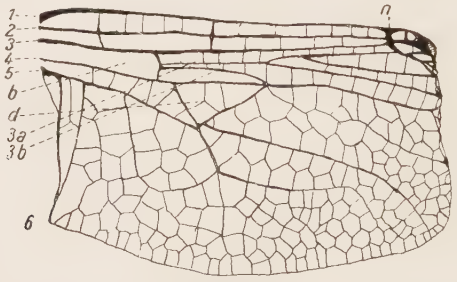
Ende Oktober wurden 3 Nymphen und 12 Larven des vorletzten Larvenstadiums die Flügel etwa in der Mitte senkrecht zur Längsrichtung der Adern durchschnitten. Durch die Operation

wurde vom Hinterflügel, der etwas unterhalb des Vorderflügels ansetzt, immer etwas mehr entfernt als von diesem. Die Wundheilung des Flügelgewebes wurde hier nicht histologisch untersucht, es ist aber sehr wahrscheinlich, daß sie ebenso wie beim Flügel von Agrion (s. S. 33) verläuft. Von den 3 Nymphen schlüpften 2 im Juni des nächsten Jahres aus. Beide Libellen



Figur 20a.

stimmen in ihrem Verhalten vollkommen überein: die stehen gebliebenen dorsalen Teile der verletzten Flügel unterscheiden sich in ihrer Aderung nicht von denselben Teilen der normalen. An der Spitze ist aber kein Teil regeneriert, sondern es ist nur an der Schnittstelle eine etwas dickere Randader ausgebildet, welche durch den Wundheilungsprozeß entstanden war (Fig. 20. a. u. b.).



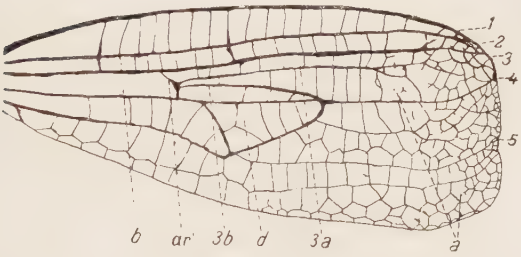
Figur 20b.

Der Flügelstumpf selbst ist nicht einmal abgerundet, sodaß man noch den Scherenschnitt erkennen kann. Es stimmt also das Verhalten der Flügel der alten Larven Verletzungen gegenüber ganz mit den bei Periplaneta erhaltenen Befunden überein (s. S. 29).

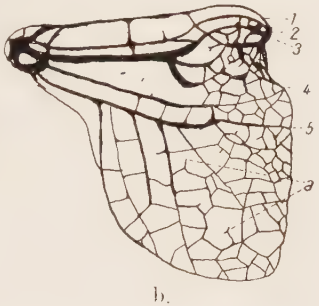
Ganz anders sind aber die Flügelstümpfe bei den Larven ausgebildet, die auf dem letzten Larvenstadium operiert waren. Von diesen verwandelten sich im ganzen 8 zu fertigen Libellen,

nachdem sie im Mai sich noch einmal gehäutet und zu Nymphen herausgewachsen waren. Nach dieser Häutung waren die gerade abgeschnittenen Flügelstumpfe etwas abgerundet, und es war an ihrem Rande ein ca. 2 mm breiter heller Saum ausgebildet, in dem eine Aderung nicht erkennbar war.

Die Libellen schlüpften Ende Juni und im Juli, also 8—9 Monate nach der Operation, aus. Es war bei diesen am distalen Ende des Flügels ein 5—6 mm breiter Saum neugebildet, was man an der Ausbildung der Adern in diesem Rande deutlich erkennt. Es sind hier nämlich zahlreiche kleine Flügelzellen von der Größe ausgebildet, wie sie sonst nur in den äußersten distalen Regionen der normalen Flügel vorzukommen pflegen (Fig. 21. a. u. b.). Besonders zahlreich treten diese kleinen Zellen dort auf, wo die



Figur 21 a.



b.

Hauptflügellängsadern abgeschnitten waren. Hier sind auch die Adern meist etwas verdickt, wodurch die Regeneration der Längsadern angedeutet wird. In den Flügelstümpfen trifft man viel häufiger als in den normalen Flügeln unfertige Adern an, die nach kurzer Gabelung in einer Flügelzelle frei endigen, ohne mit den benachbarten Adern in Verbindung zu treten (Fig. 21. a. u. b.), oder mitten in einer Zelle Stücke von Adern angelegt, die sich auch manchmal verzweigen, aber sich nicht mit den Randadern des betreffenden Feldes vereinigen. Bei den Flügelstümpfen der als Nymphen operierten Larven findet man merkwürdigerweise derartige unfertige Adern nicht. Ein Zeichen, daß dort schon die Adern fertig ausgebildet waren und dann durch die Verletzung nicht beeinflußt wurden. Während die Aderung des Vorderflügels unverändert blieb, war oft die Aderung des Hinterflügelstumpfes, da bei diesen der Schnitt näher an der Ansatzstelle geführt wurde, verändert. In der Region der Subcostal- und Ra-

dialader am oberen Rande des Flügels entstand meist ein Gewirr von verdickten Adern (Fig. 21. b). Das Flügeldreieck wurde, wenn der Schnitt dasselbe getroffen hatte, nicht mehr wiedergebildet. Bei 3 Tieren wurde der Schnitt weiter distalwärts geführt und es wurde dort das Dreieck zwar noch angelegt, aber viel kleiner als normal. Bei dem Tiere, wo es noch am besten ausgebildet ist, besteht es aus 3 Zellen; bei den beiden andern ist es nur noch aus 2 Zellen zusammengesetzt. Bei allen drei Tieren mißt die Diagonale des Dreiecks $2^1/_2$ mm, während ihre Länge im normalen Flügel 4 mm beträgt. War der Hinterflügel hart über der Basis abgeschnitten worden, so wurden keine Flügelzellen mehr ausgebildet, sondern es verlöteten die 4 am Grunde des Flügels entspringenden Adern am Schnittrande miteinander, wodurch ein dem Agrionflügel (Fig. 19. a.) ähnliches Gebilde zustande kam. In einem Falle war der Stumpf des Hinterflügels in ein kleines mit Blut gefülltes blasenförmiges Gebilde verwandelt. (Vgl. S. 36, 49, 57.)

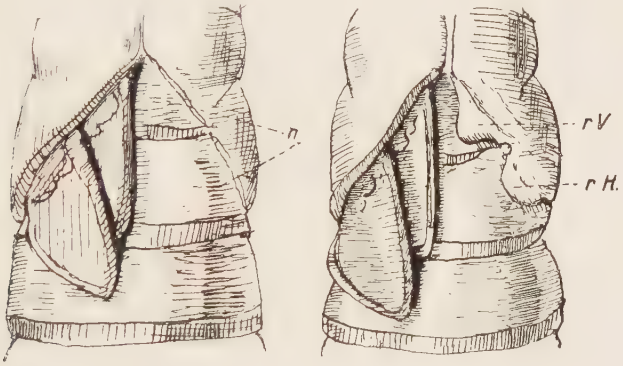
2. Entfernung beider Flügel der rechten Seite.

Es wurden im ganzen 65 Tiere auf diese Weise operiert. Ein Teil, 12 Tiere, im November 1910, die übrigen 53 im August 1911. Es überstanden im ganzen 41 Tiere den Eingriff, von denen sich 26 zu fertigen Libellen entwickelten. Die operierten Tiere befanden sich auf 4 verschiedenen Larvenstadien, vom fünftletzten bis zum vorletzten.

Betrachten wir zuerst die Larven, die auf dem vorletzten Larvenstadium operiert wurden. Von 9 Tieren blieben nur 2 am Leben. Beide Tiere überwinterten ohne sich noch einmal zu häuten. Anfang Mai, also über 6 Monate nach der Operation, machten sie die Häutung zum letzten Larvenstadium, der Nymphe durch. Bei dieser Häutung wurde der Wundschorf abgestreift und es wurde dadurch das über der Wunde gebildete, beinahe weiße Chitin freigelegt. Kurz nach dieser Häutung ging das eine Tier ohne erkennbare Ursache ein, während sich das andere Ende Juli zum Imago entwickelte. Die fertige Libelle zeigt ebensowenig Regeneration, wie die Nymphe. Sie konnte sich außerdem, vielleicht, weil ihr die Flügel der einen Seite fehlten, nicht aus der Nymphenhaut befreien und konnte infolgedessen auch die gefalteten normal herangewachsenen Flügel der anderen Seite nicht ausstrecken.

Während bei den im vorletzten Stadium operierten Tieren keine Regeneration eintrat, konnte beinahe bei allen in früheren Larvenstadien operierten Larven Regeneration, wenn auch oft nur des einen Flügels, beobachtet werden.

Verfolgen wir nun zuerst das Auftreten der Regeneration bei der Larve. Nach der ersten Häutung nach der Operation war bei den Tieren, die nur schwach oder wenig regenerierten, die Wundstelle mit einer von weißem Chitin verschlossenen Narbe bedeckt (Fig. 22. a.). Dagegen traten bei den Tieren, die gut regenerierten, genau an der Stelle, wo die abgeschnittenen Flügel inserierten, kleine längliche, mit zartem Chitin überzogene, unter 1 mm lange Fortsätze auf, die Regenerationsknospen der Flügel.

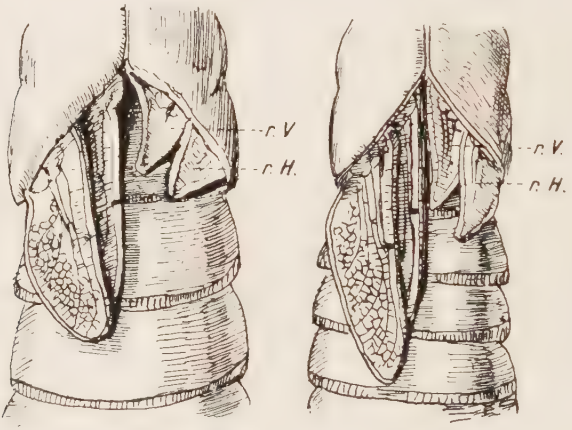


Figur 22 a. b.

(Fig. 22. b.) Dadurch, daß die Basen der Knospen schon fast den Raum der normalen Flügelbasis einnehmen, erhalten die Knospen eine mehr breitere Gestalt. Dieselben Knospen wurden bei den Tieren, die nach der ersten Häutung keine ausgebildet hatten, nach der zweiten Häutung nach der Operation beobachtet. Dagegen waren bei den Larven, die schon nach der ersten Häutung Regenerationsknospen aufwiesen, die Regenerate nach der zweiten Häutung bedeutend vergrößert. Es stellten hier die regenerierten Flügel $1^1/_2$—2 mm lange flügelähnliche Gebilde dar (Fig. 23. a.), die wie die normalen unter der neugebildeten Chitinleiste inserieren. Machten diese Larven noch eine Häutung durch, so wurden die regenerierten Flügel bedeutend vergrößert. Sie sind dann bei den Nymphen, denn dieses Stadium wurde bei dieser dritten Häutung meist erreicht, zwar als Flügel zu erkennen, unterscheiden sich

aber, abgesehen von der geringeren Größe, (sie erreichten höchstens eine Länge von 5—6 mm, während die normale Flügellänge in diesem Stadium 10 mm beträgt) auch darin, daß in ihnen keine ausgebildete Aderung, sondern nur wenige Längsadern erkennbar sind (Fig. 23. b.).

Bei den 7 fertigen Libellen, die aus im zweitletzten Larvenstadium operierten Larven hervorgingen, (s. Tabelle 6) waren die Flügel, manchmal auch nur der Vorderflügel allein, meist sehr klein regeneriert, und mit denen der Gegenseite nicht zu vergleichen. Das größte Regenerat ist hier das des Vorderflügels des Tieres Nr. 2 der Tabelle 6. Der neugebildete, an der Costalader 12 mm lange



Figur 23 a. b.

Flügel gleicht in seinem allgemeinen Habitus ganz dem normalen Flügel, doch ist der Verlauf der Adern etwas modifiziert: Die Subcostalader (Fig. 19. b. 2) ist auffallend schwach entwickelt und endigt bald in einer Gabelung. Die Radialader (3) ist dagegen wie beim normalen Flügel gut ausgebildet und bildet die Hauptstütze des Flügelgeäders. Im Gegensatze zu der normalen Radialader gibt sie 2 Seitenäste ab und gleicht darin dem übrigens, beim regenerierten Flügel fehlenden, Sector radialis primus. Eine typische von einem Arculus begrenzte Basalzelle ist nicht angelegt. Ebenso ist auch das Flügeldreieck nicht wiedergebildet worden. Die Cubitalader (4) verschmilzt schon im basalen Teil des Flügels mit der fünften Längsader (5), während sie normaler Weise den Flügel

Tabelle 6.

Nr.	Datum der Operation	Datum der ersten Häutung n. O.	Datum der zweiten Häutung	Datum des dritten Ausschlüpfen	Länge der reg. Flügel in mm		Bemerkungen
					Vorderfl.	Hinterfl.	
1.	24. XI. 10.	5. IV. 11.	31. V. 11.	27. VI. 11.	5	4	
2.	„	6. IV. 11.	1. VI. 11.	30. VI. 11.	12	5	
3.	28. VIII 11.	21. IX. 11.	26. IV. 12.	16. VI. 12.	3	0	V. blasenförmig. Regeneration d. r. Vorderbeines.
4.	„	3. X. 11.	8. V. 12.	22. VI. 12.	2	0	Regenerat des r. Vorderbeines.
5.	„	„	8. V. 12.	25. VI. 12.	4	0	V. blasenförmig. Regenerat d. r. Vorderbeines.
6.	26. VIII. 11	8. X. 11.	14. V. 12.	22. VI. 12.	3	3	Regenerat des r. Hinterbein.
7.		12. III. 12.	24. V. 12.	28. VI. 12.	7	6	H. blasenförmig. Regenerat d. r. Hinterbein.

der Länge nach durchzieht. Außerdem sind in dem Regenerat einige Adern nicht fertig ausgebildet (vgl. S. 41).

Die Regenerate der Flügel der anderen Libellen und des Hinterflügels bei dem erwähnten Tier sind viel kleiner. Sie stellen flügelförmige Gebilde dar, in denen einige etwas verdickte Längs- und Queradern mit unbestimmten Konturen verlaufen. Auch ist das adernfreie Chitin nicht glashell, sondern mehr gelblich gefärbt. Die unter 4 mm langen Regenerate bestehen aus einem kegelförmigen basalen Teil, dem ein kleines, der Flügelspreite entsprechendes Häutchen aufsitzt. Bei 3 Tieren waren an Stelle der regenerierten Flügel mit grüner Blutflüssigkeit gefüllte blasenförmige Gebilde zu sehen (über deren Entstehungsursache s. S. 36 u. 57).

Man kann bei diesen Tieren, wie auch noch bei den später zu beschreibenden, ein gewisses Mißverhältnis zwischen den regenerierten Flügeln bei der Nymphe und beim Imago beobachten. Es betrug nämlich die Länge der Regenerate bei der Nymphe 2—4 mm, also etwas mehr als ein Drittel der normalen 10—11 mm messenden Flügel. Beim Imago sind die normalen Flügel 45 bis 46 mm lang, also ca. 4—5mal so groß als die Flügel der Nymphe; die Regenerate messen dagegen beim Imago nur ca. 5 mm, haben sich also kaum um das Doppelte vergrößert. Diese Tatsache kann man sich wohl durch die ungenügende Ausbildung der Adern der Regenerate während des Nymphenstadiums erklären.

Bei 5 von diesen Libellen war gleichzeitig mit den Flügeln ein Bein entfernt, bei Tier Nr. 3—5 der Tabelle 6 das rechte Mittelbein, bei Nr. 6 u. 7 das rechte Hinterbein. Schon nach der ersten Häutung nach der Operation, wo bei den Tieren noch keine Regenerate des Flügels zu erkennen waren, kam an Stelle des abgeschnittenen Beines ein Miniaturbein zum Vorschein, an dem man schon deutlich drei Abschnitte Femur, Tibia und Tarsus erkennen konnte. Nach der zweiten Häutung waren die regenerierten Beine vergrößert, besonders der Femur und die Tibia; der Tarsus blieb sehr klein, doch hatte auch er die Krallen wiedergebildet. Bei den fertigen Libellen waren die Beine gut regeneriert und hatten etwa die Hälfte der normalen Größe erreicht. Bei den Regeneraten ist der Tarsus am wenigsten entwickelt. Die Maße der einzelnen Teile in Millimetern gibt folgende Tabelle:

	Femur	Tibia	Tarsus
Normales Vorderbein	7	8	4
Regenerat von Tier Nr. 3	6	4	1
„ „ „ „ 4	3	3	0,5
„ „ „ „ 5	6	6	1
Normales Hinterbein	9	9	5
Regenerat von Tier Nr. 6	6	5	1,5
„ „ „ „ 7	5	4	1

Hieraus geht deutlich hervor, daß die Regenerationskraft der Beine viel größer ist als diejenige der Flügel. Denn dieselben Tiere, bei denen die Vorder- und Hinterflügel sehr schwach, der letztere sogar manchmal überhaupt nicht regeneriert war, hatten die zur selben Zeit wie die Flügel abgeschnittenen Beine bis etwa zur Hälfte der normalen Länge wiedergebildet. Die Beingenerate gleichen denen, die Janda (1910) beschrieben hat; auch Janda beobachtete, daß der Tarsus des Beines am unvollkommensten regeneriert wurde.

Bei den 16 fertigen Libellen, die aus im drittletzten Larvenstadium operierten Larven ausschlüpften, ist die Ausbildung der Regenerate je nach den Tieren verschieden (vgl. Tab. 7). Ein Tier regenerierte überhaupt nicht (Nr. 1), ein anderes nur den Hinterflügel (Nr. 4) 5 Tiere nur den Vorderflügel (Nr. 11, 13—16); von den übrigen hatten 6 gut regeneriert (Nr. 5—8, 12, 17). Die andern 4 (Nr. 2, 3, 9, 10) hatten beide Flügel mäßig wiedergebildet. Im allgemeinen ist die Regeneration bei diesen Tieren stärker wie bei den im zweitletzten Larvenstadium operierten.

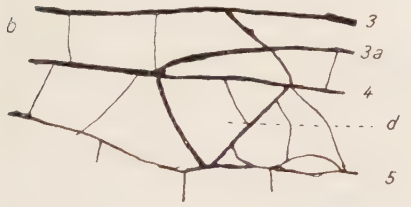
In den kleinen unter 10 mm langen Regeneraten sind die Adern meist etwas verdickt, denn in die kleinen Adern der neugebildeten Flügel wurde beim Ausblasen der Regenerate dieselbe Menge Blut hineinzupressen versucht, wie in die normalen großen Flügel. In den meisten kleinen Regeneraten sind die 6 am Grunde des Flügels entspringenden Längsadern angelegt, doch sind diese Längsadern in unregelmäßiger Weise mit Queradern verbunden, so daß die Aderung der kleinen Regenerate von der der normalen Flügel wegen ihrer Unregelmäßigkeit, die auf die geringe Größe der Regenerate zurückgeführt werden muß, bedeutend abweicht. Das Chitin in den einzelnen adernfreien Zellen ist oft nicht glashell, sondern mehr gelblich gefärbt. Auch bei diesen Tieren kam

Tabelle 7.

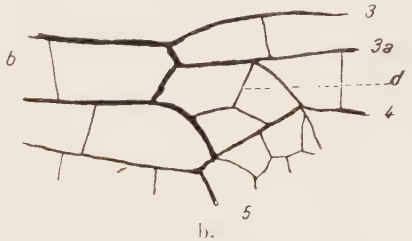
Nr.	Datum der Operation	Datum der ersten Häutung n. O.	Datum der zweiten Häutung	Datum der dritten Häutung	Datum des Ausschlüpfen	Länge der Flügelregenerate in mm		Bemerkungen
						Vorderfl.	Hinterfl.	
1.	26. VIII. 11.	14. IX. 11.	13. III. 12.	30. IV. 12.	14. V. 12.	0	0	
2.	„	21. IX. 11.	7. III. 12.	13. V. 12.	26. VI. 12.	9	8,5	Vorderflügel blasenförmig.
3.	„	„	„	„	30. VI. 12.	5	4	Vorder- und Hinterflügel blasenf.
4.	„	„	„	14. V. 12.	„	0	6	
5.	28. VIII. 11.	14. IX. 11.	20. II. 12.	7. V. 12.	18. VI. 12.	11	10	Regenerat des r. Mittelbein.
6.	28. VIII. 11.	21. IX. 11.	28. II. 12.	13. V. 12.	22. VI. 12.	15	7	„
7.	„	3. X. 11.	1. III. 12.	14. V. 12.	„	15	6	„
8.	„	„	5. III. 12.	„	30. VI. 12.	25	10	„
9.	„	„	„	16. V. 12.	1. VII. 12.	8	8	„
10.	„	17. X. 11.	7. III. 12.	13. V. 12.	26. VI. 12.	5	3	In der Nymphenhaut.
11.	„	„	18. III. 12.	14. V. 12.	18. VI. 12.	8	0	V. blasenförmig.
12.	„	„	20. III. 12.	24. V. 12.	12. VII. 12.	19	18	Regenerat d. r. Mittelbein.
13.	„	3. X. 11.	5. III. 12.	6. V. 12.	18. VI. 12.	3.5	0	
14.	„	8. X. 11.	„	10. V. 12.	25. VI. 12.	3	0	
15.	„	17. X. 11.	10. III. 12.	13. V. 12.	27. VI. 12.	2	0	
16.	„	„	„	20. V. 12.	28. VI. 12.	6	0	
17.	26. VIII. 11.	21. IX. 11.	19. III. 12.	25. V. 12.	—	6	5	† 26. VI. als Nymphe..

es öfters vor, daß die Adern von dem Blutdruck zerrissen und die beiden Flügellamellen durch das eintretende Blut von einander abgehoben wurden, wodurch an Stelle der Flügel eigenartige, mit grüner Flüssigkeit gefüllte Blasen entstehen (vgl. S. 36 u. 57).

Von den größeren Regeneraten ist nur der Vorderflügel des Tieres Nr. 8 und beide Flügel des Tieres Nr. 12 vollkommen ausgeblasen. Die Adern der Spitze der anderen größeren neugebildeten Flügel sind nur unvollkommen mit Blut gefüllt. Dadurch erscheinen hier die Flügelspitzen gefaltet und geschrumpft und es sind die Flügel viel kürzer, als wenn in ihnen alle Adern ausgeblasen und

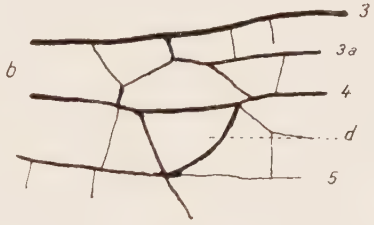


Figur 24a.



b.

c.



d.

ausgestreckt wären. Der allgemeine Habitus der regenerierten Flügel stimmt sonst mit dem der normalen Flügel vollkommen überein. Alle 6 am Grunde des Flügels entspringenden Längsadern sind angelegt und verlaufen ebenso wie normal. Die Subcostalader endet am Nodulus, der bei 5 Regeneraten wiedergebildet ist, die Radialader ist wie normal die Hauptader. Doch ist der Verlauf der Aderung in der Region der Basalzellen und dem Flügeldreieck etwas von dem normalen Verhalten abweichend.

Tier Nr. 5 (Fig. 24. a.). Hier ist keine eigentliche Basalzelle vorhanden, da im basalen Teile (b) des Zwischenraumes zwischen Cubitus (4) und Radius (3) einige Queradern angelegt sind. Das Flügeldreieck ist nur zweizellig, es liegt zwischen Cubitus (4) und

Cubitus porticus (5). Da ein Arculus fehlt, entspringt die als Sector primus radialis zu deutende Längsader (3 a) vom Cubitus aus.

Tier Nr. 7 (Fig. 24. b.). Auch hier ist der basale Zwischenraum (b) zwischen Radius (3) und Cubitus (4) durch Queradern geteilt. Eine dem Arculus entsprechende geknickte Querader verbindet Radius und Cubitus. Das aus 3 Zellen bestehende Flügeldreieck (d) ist von der einen Ader des Arculus begrenzt, dadurch bildet der vom Arculus entspringende Sector radialis primus (3 a) die obere Begrenzung des Dreiecks und der Cubitus (4) ist durch das Flügeldreieck unterbrochen.

Tier Nr. 8 (Fig. 24. c.). Auch hier wird, da das Flügeldreieck (d) nach oben verschoben ist, der Cubitus (4) unterbrochen und das zweizellige Flügeldreieck oben von einem Teil des Arculus und dem Sector primus radialis begrenzt. Hier ist eine Basalzelle (b) ausgebildet und überhaupt die ganze Aderung der normalen sehr ähnlich. (Fig. 25.)

Tier Nr. 12. Fig. 24. d. Das Flügeldreieck besteht hier nur aus einer Zelle und liegt in normaler Weise zwischen Cubitus (4) und Cubitus porticus (5). Eine dem Arculus entsprechende Querader ist angelegt, von der eine anfangs geknickte Längsader ausgeht, der Sektor radialis primus (3 a). Der regenerierte Flügel ist vollständig ausgeblasen, ebenso ist hier der regenerierte Hinterflügel vollständig ausgestreckt, der bei den anderen Tieren kleiner regeneriert und meist unvollständig ausgeblasen wurde.

Beim Ausschlüpfen vergrößerten sich bei diesen Tieren, ebenso wie bei den S. 46 beschriebenen, die regenerierten Flügel, infolge der meist unvollkommenen Aderung, nicht in dem Verhältnis wie die normalen. Wie man aus den in Tabelle 8 angegebenen Längenmaßen einer Anzahl auf Tabelle 7 verzeichneten Tiere ersehen kann. Die Flügel sind an der Vorderrandader von der Basis bis zur Spitze in Millimetern gemessen. Es ist eigentlich nur bei Tier Nr. 8 das Regenerat des Vorderflügels beim Imago im richtigen Verhältnis vergrößert, wohl weil dieser Flügel in seiner Aderung bei weitem am besten ausgebildet ist. (Fig. 25.)

Auch bei diesen fertigen Libellen waren die Beine, die bei 6 Tieren gleichzeitig wie die Flügel entfernt waren, gut regeneriert und durchschnittlich länger als die Regenerate der im zweitletzten

Tabelle 8.

Nr. des Tieres in Tabelle Nr. 7.	Länge der regenerierten Flügelanlagen bei der Nymphe		Länge der regenerierten Flügel beim Imago	
	Vorderflügel	Hinterflügel	Vorderflügel	Hinterflügel
2	5	5	6	8,5
3	4	3	5	4
4	0	3	0	6
5	5	4	11	10
6	5	5	15	7
7	6	5	15	6
8	6	5	25	10
9	5	4,5	8	8
11	4	0	8	0
12	5	5	19	18
Normal	10	10	46	46

Larvenstadium operierten Tiere. Auch hier ist der Tarsus sehr klein regeneriert. Die Maße der Beine in Millimetern gibt folgende Tabelle:

	Femur	Tibia	Tarsus
Normales Mittelbein	7	7	5
Regenerat von Tier Nr. 5	6	6	2
„ „ „ „ 6	6	6	2
„ „ „ „ 7	6	6	1,5
„ „ „ „ 8	6	5	1
„ „ „ „ 9	5	5	2
„ „ „ „ 12	5	3	1

Zum Schluß müssen noch 2 Tiere beschrieben werden, die Ende August auf dem viertletzten Larvenstadium operiert waren. Die Flügel waren, als sie entfernt wurden, erst winzige Fortsätze an den Thorakalsegmenten. Bis zum Nymphenstadium häuteten sich die Larven noch viermal, das erstemal Ende September 1911, die nächsten 3 Häutungen fanden erst im Frühjahr 1912 statt. Bei beiden Tieren traten erst nach der zweiten Häutung Regenerationsknospen der Flügel auf, die sich von Häutung zu Häutung vergrößerten (Fig. 22 u. 23. S. S. 43, 44).

Die eine fertige Libelle (Fig. 26) hat Vorder- und Hinterflügel gleichmäßig gut regeneriert. Der Vorderflügel ist gut ausgestreckt, seine Aderung ist im allgemeinen normal, die 6 Längsadern und der

Figur 25.

Figur 26.

Nodulus sind angelegt, das Flügeldreieck ist aber nur einzellig. Ebenso hat der Hinterflügel die 6 Längsadern und den Nodulus ausgebildet, das Flügeldreieck besteht hier aus 2 Zellen. Das distale Ende des regenerierten Hinterflügels ist aber eigenartig verändert: die Adern in dieser Region sind ganz blaß und hell-

gelb gefärbt und erscheinen leer, dagegen sind die einzelnen Felder zwischen den Adern mit grünem Blut erfüllt; besonders hat sich in der Mitte der Zellen das Blut angesammelt, während das Chitin am Rande des Feldes in der Nachbarschaft der Adern meist frei von grünem Blut ist, und eine trübe weißliche Färbung besitzt. Die ganze Partie des Hinterflügels bekommt hierdurch ein eigentümliches Aussehen und da die hellen Adern hier nicht deutlich sichtbar sind, eine einheitliche Beschaffenheit. Es ist diese merkwürdige Erscheinung vielleicht so zu erklären: Bei dem Füllen des Flügels mit Blut ist, vielleicht, weil die Adern nicht fertig ausgebildet waren, Blut zwischen die Lamellen der einzelnen Felder gepreßt. Die einzelnen Lamellen lösten sich aber nicht ganz von den andern los, es wäre nämlich sonst ein blasenförmiges Gebilde entstanden, sondern hielten an den Adern zusammen. So sammelte sich das Blut immer in der Mitte der Felder an, da dort die Lamellen am weitesten von einander abgelöst werden konnten. Die Adern bleiben dagegen leer und bekommen nicht die gewöhnliche schwarze Farbe, sondern sehen gelblich durchscheinend aus.

Das andere Tier hatte nur den Vorderflügel neugebildet, der in der Nymphe bis zu einer Länge von 8 mm herangewachsen war. Bei der fertigen Libelle betrug die Länge des Regenerates aber nur 12 mm, der neugebildete Vorderflügel hatte sich also nur um 4 mm vergrößert. Dieses geringe Wachstum kommt daher, daß das Regenerat in ein grünes blasenförmiges Gebilde verwandelt ist, an dem nur die beiden Randadern erkennbar sind. Beim Ausschlüpfen blieb der linke normale Vorderflügel an der Blase hängen und konnte deswegen nicht vollständig ausgestreckt werden (Fig. 27.).

Eine Beobachtung, die an dem Tier Nr. 10 der Tabelle 7 gemacht wurde, muß noch erwähnt werden. Bei diesem Tier, das von der dorsalen Seite her aufpräpariert wurde, um die Flügelmuskeln freizulegen, erscheinen die Muskeln der rechten Seite, die an die Flügelregenerate inserieren, etwas schwächer ausgebildet als die der linken, unverletzt gebliebenen Seite. Dagegen war bei einem zweiten Tier (Nr. 17 der Tab. 7), das auf Querschnitten untersucht wurde, eine Verkleinerung der rechten Flügelmuskeln nicht zu bemerken. Wenn auch nach diesen allerdings spärlichen Beobachtungen ein Zusammenhang zwischen der Größe des Regenerates und Ausbildung der Flügelmuskeln nicht zu bestehen

scheint; so wäre es doch vielleicht von Interesse, das Verhalten der Flügelmuskulatur bei der Flügelregeneration von L. dispar oder T. molitor zu untersuchen, ob vielleicht hier ein Zusammenhang zwischen Flügelmuskeln und Größe des Regenerates besteht oder nicht.

Wie bei den anderen untersuchten hemimetabolen Insektenklassen ist auch bei Äschna die Regenerationsfähigkeit in dem vorletzten und letzten Larvenstadium bei totaler Entfernung der Flügel erloschen. Dagegen tritt bei Abschneiden der Flügelspitzen

Figur 27.

im vorletzten Larvenstadium noch schwache Regeneration am Rande des Flügels ein. Im zweitletzten Stadium operierte Tiere regenerieren die Flügel meist sehr schwach, dagegen werden von denselben Tieren die Beine ziemlich gut wiedergebildet. Erst bei den im drittletzten Stadium operierten Tieren ist die Regenerationsfähigkeit größer und es werden ziemlich gute Regenerate ausgebildet. Dementsprechend werden auch hier die Beine gut regeneriert. Am besten und gleichmäßigsten war die Flügelregeneration bei einer im viertletzten Larvenstadium operierten Libelle.

Wurde nur ein Flügel regeneriert, so ist dies meist der Vorder-

flügel und nur in einem Falle wurde der Hinterflügel allein regeneriert. Auch wenn beide Flügel regeneriert werden, ist das Regenerat des Vorderflügels meistens größer wie das des Hinterflügels. Auch Meisenheimer beobachtete bei L. dispar, daß die Vorderflügel in der Regel besser regeneriert wurden wie die Hinterflügel.

Vorliegende Resultate bestätigen und erweitern die Beobachtungen von Janda (1910), die mir leider nur in einer kurzen deutschen Mitteilung zugänglich sind, da seine eigentliche Arbeit in tschechischer Sprache verfaßt ist. Er experimentierte u. a. auch mit Äschna, da diese Libelle wegen ihrer Größe und leichten Haltbarkeit für diese Versuche am besten geeignet ist und bekam auch sehr gute Regenerate nach totaler Entfernung des Flügels. Leider gibt er nicht an, mit welchen Stadien er experimentierte, so daß ich meine Resultate nicht gut mit den seinen vergleichen kann. Doch behauptet auch er, daß die jüngeren Larven besser regenerieren als die älteren und auch bei teilweiser Entfernung wurden die Flügel besser regeneriert, als wenn sie total entfernt wurden.

c. Anax parthenope.

Die Larven von Anax parthenope, einer anderen Äschnidenart wurden mit den Larven von Äschna an denselben Fundorten gefangen. Sie wurden bis auf ein Tier, dem der Hinterflügel allein entfernt wurde, ebenso wie die Larven von Äschna nach b. (s. S. 39) operiert. Die Lebensweise der Tiere gleicht ganz der von Äschna cyanea: auch sie machen ganz in derselben Weise eine Winterruhe durch, häuten sich ungefähr zu denselben Zeiten wie die Äschenalarven und schlüpfen auch zur gleichen Zeit aus.

Von den 6 operierten Tieren entwickelten sich im ganzen 4 zu fertigen Libellen. Ein im Herbst auf dem Nymphenstadium operiertes Tier durchlebte den ganzen Winter ohne sich zu verändern und ging im Frühjahr kurz vor dem Ausschlüpfen vielleicht aus Häutungsnot ein. Ein anderes, Ende August operiertes Tier machte von da an noch 3 Häutungen durch und starb erst im Juli des nächsten Jahres kurz vor dem Ausschlüpfen.

Auch bei Anax ist das Regenerationsvermögen je nach dem Alter der Tiere, in dem die Flügel entfernt wurden, verschieden (vgl. Tabelle 9).

Tabelle 9.

Nr.	Datum der Operation	Datum der ersten Häutung n. O.	Datum der zweiten Häutung	Datum der dritten Häutung	Datum des Ausschlüpfen	Länge der Flügelregeneration in mm		Bemerkungen
						Vorderflügel	Hinterflügel	
1.	29. X. 10.	5. IV. 11.	–	—	10. VI. 11.	—	0	
2.	26. VIII. 11.	14. IX. 11.	15. II. 12.		31. V. 12	4	0	r. Mittelbein regeneriert.
3.	„	21. IX. 11.	26. III. 12.	1. VI. 12.	—	4	4	† 10. VII. als Nymphe.
4.	„	14. IX. 11.	15. II. 12.	4. V. 12.	22. VI. 12.	11	2	Vorderflügel blasenförmig.
5.	28. VIII. 11.	30. IX. 11.	5. III. 12.	27. IV. 12.	19. VI. 12.	10	0	„

Ein Tier, dem der Hinterflügel allein im vorletzten Larvenstadium entfernt wurde, hatte diesen nicht mehr regeneriert, obgleich zwischen der Operation und dem Ausschlüpfen des Tieres $7^1/_2$ Monate vergangen waren.

Einem anderen Tier waren im August im zweitletzten Larvenstadium beide Flügel entfernt, außerdem wurde das rechte Mittelbein im Trochanter abgeschnitten. Nach der ersten Häutung im September war das Mittelbein schon wieder regeneriert, dagegen war an Stelle der abgeschnittenen Flügel nur eine mit hellem Chitin bedeckte Narbe getreten. Bei der zweiten Häutung war an der Insertionsstelle des Vorderflügels eine kleine Regenerationsknospe sichtbar und auch an der Ansatzstelle des Hinterflügels trat ein kleiner Höcker auf. Das regenerierte Bein war nach dieser zweiten Häutung natürlich vergrößert. Die fertige Libelle besitzt nur ein winziges 4 mm langes Regenerat des Vorderflügels, in dem einige Längsadern sichtbar sind. Die Insertionsstelle des Hinterflügels ist nur vernarbt. Das Mittelbein war dagegen bis zu $^1/_3$ seiner Länge regeneriert, wie bei Äschna ist auch hier der Tarsus des Regenerates unverhältnismäßig klein.

Die drei übrigen auf dem drittletzten Stadium operierten Tiere zeigten sämtlich Regeneration der Flügel. In der Larve beginnt die Regeneration mit denselben Knospen wie bei Äschna, die bei den weiteren Häutungen zu Flügeln heranwachsen.

Die beiden Imagines, die aus diesen Larven ausschlüpften, haben hauptsächlich den Vorderflügel regeneriert. Da aber in den Regeneraten die Adern nicht fertig ausgebildet waren, wurden auch hier die beiden Flügellamellen, als beim Ausschlüpfen das Blut in die Flügel gepreßt wurde, von dem in die unfertigen Adern eindringenden Blute von einander abgehoben. Es bildete sich dadurch ein Sack oder Blase, die durch das eingepumpte Blut lebhaft grün gefärbt wurde. Bei dem Erhärten des Chitins wurden diese den regenerierten Flügel bildenden Blasen nicht verändert, sondern das Blut blieb darin und die Regenerate behielten deshalb ihre grüne Farbe bei. An der Ansatzstelle des regenerierten Vorderflügels des einen Tieres kann man noch die 6 am Grunde des Flügels entspringenden Längsadern erkennen, die dort, wo die Blase anfängt, plötzlich abbrechen, weil durch das Abheben der beiden Flügellamellen die Adern zerstört werden. Das Regenerat des Hinterflügels besteht bei diesem Tiere, ähnlich wie die winzigen

Regenerate bei Äschna aus einem kleinen Höcker, dem ein kleines schwarzes Häutchen aufsitzt. Das andere Tier hatte den Hinterflügel nicht regeneriert.

Bei dem dritten Tier, das auf dem Nymphenstadium einging, waren in diesem Stadium Vorder- und Hinterflügel gleichmäßig bis zu 4 mm Länge regeneriert. Die Regenerate selbst erscheinen etwas blasig aufgetrieben.

Die Art der Flügelregeneration bei Anax stimmt ganz mit der von Äschna überein. Im vorletzten Larvenstadium tritt keine Regeneration mehr ein. Bei einem im zweitletzten Larvenstadium operierten Tier konnte nur schwache Regeneration des Flügels, aber ein gutes Bein-Regenerat erhalten werden. Im drittletzten Stadium sind die regenerierten Flügel länger, sind aber, wie es auch bei Äschna beobachtet wurde, in ein blasenförmiges Gebilde verwandelt. Auch bei Anax regenerierte der Vorderflügel stärker als der Hinterflügel.

F. Versuche an der Dipteren Imago.

Kammerer veröffentlichte 1908 Resultate von Flügelregenerationsversuchen, die er an Musca (Calliphora) vomitoria (nicht wie Kammerer versehentlich angibt Callimorpha) und Musca domestica angestellt hatte. Er glaubte beobachtet zu haben, daß frisch aus der Puppe geschlüpfte Stubenfliegen, die er, um sie leichter an Amphibien verfüttern zu können, eines Flügels beraubt hatte, imstande seien, diesen Flügel wieder zu regenerieren.

Um hierüber Klarheit zu bekommen, operierte er viele ältere Fliegen, deren Chitin schon erhärtet war, in der Weise, daß er ihnen die Flügel teilweise abschnitt oder ganz herausriß. Doch blieb bei diesen älteren Fliegen die Regeneration aus. Erst als er daran ging, junge, eben aus der Puppe geschlüpfte Fliegen, zu operieren, erhielt er unter vielen Tieren 5 Regenerate nach vollkommener Exstirpation der Flügel. Die Regeneration wurde nur bei solchen Tieren beobachtet, deren Flügel zur Zeit der Operation noch zusammengefaltet waren. Gleichzeitig beobachtete er sowohl an den Fliegen mit Regeneration, wie auch bei anderen, die nicht regeneriert, sondern nur die Wunde verheilt hatten, eine kompensatorische Verkleinerung der Flügel der Gegenseite, die nach 2 Arten vor sich ging. Es rollte sich nämlich entweder der Flügel von innen

her ein, wodurch die Flügelfläche verkleinert wurde, oder es wurde das Chitin des Flügels direkt eingeschmolzen und dadurch die Größe des Flügels erheblich verkleinert. Die Regeneration selbst ging nach seinen Angaben auf folgende Weise vor sich.

Bei einigen Tieren bildete sich gleich nach der Operation ein dünnes Häutchen auf der Wunde, das durch die Atmung und durch Einpumpen von Luft vom Tracheensystem ausgedehnt wird. Durch diese Ausdehnung wird das Häutchen vorgestülpt und sieht dann einem Halterendeckschüppchen ähnlich. Im weiteren Verlauf der Regeneration wachsen die Wundränder aufeinander zu und drängen dadurch die Lamelle nach außen; gleichzeitig werden die Wandungen der Lamelle einander genähert und verschmelzen miteinander. Es treten dann Adern in die Lamelle ein, die sich bedeutend vergrößert, bis schließlich ein Flügel mit, soweit es sich erkennen ließ, denn die Regenerate waren immer gefaltet, normaler Aderung entstanden war.

Um diese Versuche zu wiederholen, wurden Fliegenzuchten von Schmeißfliegen angelegt, aus denen ca. 3 Wochen nach der Eiablage hunderte von Fliegen ausschlüpften. Zuerst versuchte ich ganz junge eben ausgeschlüpfte Fliegen, bei denen die Flügel noch zusammengefaltet waren, nach den Angaben Kammerers in der Weise zu operieren, daß ich mit einer breiten Pinzette den rechten Flügel am Grunde ausriß. Doch gingen fast alle Tiere daran zugrunde, daß sie ihren Körper und den anderen Flügel nicht ausblasen konnten, da alle Luft, die sie aufnahmen, um ihren Körper auszudehnen, wieder aus der Wunde herausgepreßt wurde. Die Tiere aber, die trotzdem am Leben blieben, behielten nach dem Erhärten des Chitins die kleine Körperform und den zusammengefalteten Flügel ganz in derselben Weise bei, wie sie aus der Puppe ausgeschlüpft waren. Da nun aber die Tiere, die Kammerer abbildet, die normale Körperform und einen ausgeblasenen Flügel besitzen, also imstande gewesen waren, ihren Körper nach dem Ausschlüpfen auszudehnen, halte ich es nicht für wahrscheinlich, daß Kammerer die Fliegen noch vor dem Ausblasen, als die Flügel noch gefaltet waren, operiert hat.

Da es nicht gelang, die Tiere am Leben zu erhalten, die vor dem Ausdehnen des Körpers operiert waren, wartete ich das Ausblasen der Flügel, das $^1/_2$—1 Stunde nach dem Ausschlüpfen be-

endet ist, ab und operierte dann die Tiere, solange das Chitin noch weich und weiß war. Von den 390 auf diese Art operierten Tieren starb weitaus der größte Teil an den Folgen der Verwundung, und es gelang, nur 30 Tiere einen Monat lang am Leben zu erhalten. Die Fliegen wurden wie bei den Angaben Kammerers in feucht gehaltenen Einmachegläsern gehalten. Bei allen Tieren bildete sich auf der Wunde ein dunkler Schorf, der einen Tag nach der Operation die Wunde verschloß. Ein Häutchen auf der Wunde wurde bei keinem der behandelten Tiere beobachtet. Und es trat deshalb auch bei keinem der 30 vier Wochen lang beobachteten Tiere Regeneration ein. Bei einigen von diesen Tieren war der Flügel der Gegenseite in derselben Weise eingerollt, wie es Kammerer beschreibt. Doch halte ich diese Einrollung nicht für eine kompensatorische Regulation; ich konnte nämlich beobachten, daß die Flügel schon bei der Operation in dieser Weise eingerollt waren. Diese Einrollung möchte ich deshalb dadurch erklären, daß ein Flügel, der noch nicht fertig ausgeblasen ist und daher in seinem distalen Teil, der zuletzt entfaltet wird, noch eingerollt ist, nach der Operation nicht mehr ausgestreckt werden kann. Denn durch die Verwundung wird das Ausblasen unmöglich gemacht. Eine Verkleinerung des Flügels durch Einschmelzen des Chitins habe ich nicht beobachtet. Es behielten vielmehr bei den übrigen Tieren die Flügel der Gegenseite ihre ursprüngliche normale Größe und Form bei, ohne sich irgendwie kompensatorisch zu verkleinern. Analogerweise wurde bei allen untersuchten Insektenarten nach Entfernung der Flügel einer Seite eine Verkleinerung der Flügel der Gegenseite nicht beobachtet.

Die Beobachtungen Kammerers sind nur so zu erklären, daß bei der großen Anzahl der von ihm operierten Tiere unter sehr günstigen Umständen Regeneration eintreten kann. Immerhin muß darauf hingewiesen werden, daß die Art der Wundheilung, durch die die Regeneration hervorgerufen wird, allen vorliegenden Beobachtungen über Wundheilung bei Insekten widerspricht. Es wird nämlich auf der Wunde, auch bei den von mir beobachteten Dipterenimagines, immer ein schwarzer harter Schorf gebildet.

Auch lassen sich seine Resultate nicht mit den bei anderen Insektenklassen gemachten Beobachtungen vereinen. So ist, wie oben gezeigt, bei hemimetabolen Insekten die Fähigkeit der Flügelregeneration schon im vorletzten und letzten Larvenstadium er-

loschen, und man kann deswegen mit Sicherheit annehmen, daß die Imagines noch viel weniger als die Larven die Flügel wiederzubilden imstande sind. Wenn der Autor die Regenerationsfähigkeit gerade der Flügel bei den Imagines, wo andere Extremitäten bestimmt nicht mehr regeneriert werden, dadurch zu erklären versucht, daß die Flügel als einfache Hautduplikaturen, einfache Gebilde im Vergleich mit den anderen Extremitäten sind, so muß ich ihm meine Beobachtungen bei Äschna entgegenhalten, wo die larvalen Flügel viel weniger reproduktionsfähig sind, als die „komplizierter" gebauten Beine.

Ich möchte deshalb auch die von Werber (1911) beschriebene Mißbildung einer Stubenfliege nicht dadurch erklären, daß diese Fliege den einen Flügel als Imago verlor und dann regenerierte.

G. Zusammenfassung.

Betrachten wir noch einmal kurz die Beobachtungen, die in der vorliegenden Untersuchung gemacht wurden, so können wir die Beobachtungen früherer Autoren heranziehen, den Versuch machen, die Flügelregeneration und besonders das abweichende Verhalten der holometabolen Insektenklassen (Coleopteren, Lepidopteren) gegenüber den hemimetabolen zu erklären.

Es ist nämlich bei den hemimetabolen Insekten die Regenerationsfähigkeit der Flügel viel schwächer als bei den holometabolen und in den älteren Larvenstadien überhaupt erloschen. So ist z. B. das Männchen von Periplaneta nicht imstande, die im letzten und vorletzten Larvenstadium total entfernten Flügel wieder neuzubilden und auch nach Entfernung der Flügelspitzen im letzten Larvenstadium wird vom stehengebliebenen Flügelstück nichts mehr ersetzt. Ebensowenig sind Locustidenlarven des vorletzten Larvenstadiums imstande, den total entfernten Flügel zu ersetzen. Dasselbe sehen wir bei Odonaten, denen im letzten und vorletzten Larvenstadium der Flügel entfernt wurde. Auch bei Äschna wird von der Flügelspitze im letzten Larvenstadium nichts mehr regeneriert, doch tritt noch im vorletzten Larvenstadium Regeneration an der Spitze ein, wenn der Flügel nicht zu nahe an der Basis abgeschnitten wurde.

Nach totaler Entfernung des Flügels tritt erst wenn die Larve sich nach der Operation dreimal häuten kann, sofern man das

Ausschlüpfen der Libellen als dritte Häutung rechnet, bei diesen und nach den neuesten Beobachtungen Regens (1911) auch bei Gryllus campestris Regeneration des Flügels ein. Doch werden bei Äschna und Anax nur sehr unvollkommene Regenerate gebildet, ebenso scheinen bei Gryllus campestris die Regenerate mangelhaft zu sein, da der Schallapparat des Vorderflügels nur in einem Fall rudimentär regeneriert wurde. Die Regeneration ist natürlich besser, wenn die Larven nach der Operation sich bis zum Ausschlüpfen noch 4 und mehr Male häuten kann. Aber auch hier ist die Regeneration noch unvollkommen, und die innere Ausbildung der Regenerate oft mangelhaft. Dagegen ist die Äschenalarve imstande, im zweitletzten und drittletzten Stadium abgeschnittene Beine wieder zu ersetzen, die immer viel besser wiedergebildet werden als die Flügel. Es ist demnach das Regenerationsvermögen selbst im zweitletzten Larvenstadium nur für die Flügel schwach entwickelt, während andere Extremitäten gut regenerieren. In den meisten Fällen sind auch bei guter Regeneration die regenerierten Flügel im Verhältnis zu den normalen viel zu klein, um noch funktionsfähig zu werden. Die Flügel der Gegenseite werden nämlich bei einseitiger Amputation der Flügel nicht verkleinert oder sonst beeinflußt. Ebensowenig ist Amputation der Flügelanlagen bei diesen Insekten auf andere Extremitäten von Einfluß.

Bei den Lepidopteren (Lymantria) und Coleopteren (Tenebrio) ist dagegen im Vergleich zu den hemimetabolen Insekten die Regenerationsfähigkeit der Flügel viel größer. So ist die Larve im letzten Larvenstadium bei den genannten Arten, das dem vorletzten Larvenstadium der Hemimetabolen entspricht, sehr gut imstande, die total entfernten Flügel zu regenerieren, während bei den Hemimetabolen in diesem Stadium die Regenerationsfähigkeit schon erolschen ist. Doch ist auch hier bei der Puppe, die dem letzten Larvenstadium der Hemimetabolen entspricht und den erwachsenen Larven des letzten Larvenstadiums Regenerationsfähigkeit nicht mehr vorhanden. Noch besser ist natürlich die Regeneration, wenn den Larven schon in den früheren Stadien die Flügelanlagen entfernt wurden. So ist z. B. bei Tenebrio die Regeneration vollkommen, da hier nur die Zellen der Hypodermis, aus denen die Imaginalscheibe hervorgeht, entfernt wurden, und nicht schon die Anlagen selbst. Es werden also die Flügelanlagen aus anderen Hypodermiszellen mit anderer prospektiver Bedeu-

tung vollkommen ersetzt. Wenn man auch hier eine Abnahme der Regenerationsfähigkeit mit dem Alter wahrnehmen kann, so ist dennoch die Regeneration der Flügel bei den älteren Larven viel stärker als in den entsprechenden Stadien der hemimetabolen Insekten.

Diese Tatsache muß umsomehr überraschen, als ja die im Innern des Körpers liegenden Flügelanlagen der Holometabolen Verletzungen kaum ausgesetzt sind. Die großen larvalen Flügel der hemimetabolen Larven können dagegen, je größer sie sind, umso leichter verletzt werden. Doch scheinen Flügelverletzungen in der Natur wenig vorzukommen, denn bei den ca. 100 Larven von Äschna, die im Freien gefangen wurden, war keine Verletzung des Flügels zu sehen. Die Flügel sind nämlich mit sehr festem Chitin bedeckt und liegen dem Körper sehr eng an, sind also deswegen Verletzungen nicht so ausgesetzt. Dagegen konnte häufiger beobachtet werden, daß die Beine Verletzungen aufwiesen; diese Defekte wurden auch bei den Larven mit der nächsten Häutung wieder ausgebessert, wobei der Tarsus immer unvollkommen regeneriert wurde. Da bei Äschna die Flügel schlechter regenerieren als die Beine, könnte man an einen Zusammenhang der Regeneration mit dem Grade der Häufigkeit für Verletzungen denken.

Die Regenerationsfähigkeit der verborgenen Flügelanlagen kann nicht mehr als nützlich angesehen werden. Deswegen könnte man den Versuch machen, sie als ein Erbstück der hemimetabolen Insektenklassen, bei denen noch Verletzungen der Flügelanlagen vorkommen können, zu betrachten. Aber diese Erklärung Weismanns, die z. B. die Regeneration der in der Schneckenschale verborgenen Extremitäten des Einsiedlerkrebses verständlich machen kann, läßt uns hier im Stich; denn die Regenerationsfähigkeit der Flügel ist in den einander entsprechenden Stadien der hemimetabolen Insekten geringer als bei den holometabolen.

Wie läßt sich nun die große Regenerationsfähigkeit der Flügelanlagen bei Coleopteren und Lepidopteren dem abweichenden Verhalten der Orthopteren und Odonaten gegenüber verstehen, und wie lassen sich die Flügelregenerationsbeobachtungen bei den beiden Insektenklassen miteinander in Zusammenhang bringen?

Die Flügelimaginalscheiben der Larven der holometabolen Insekten sind sehr kleine und noch unausgebildete, man könnte sagen, embryonale Organanlagen und bestehen, im Gegensatz zu

den Flügelanlagen des hemimetabolen Insektes, aus undifferenziert zurückgehaltenen Zellen. Nach allen bisher bei den verschiedensten Tierklassen gemachten Beobachtungen besitzen junge Tiere und auch embryonlae Gewebe ein viel höheres Regenerationsvermögen als die älteren Tiere derselben Art. Es liegt deshalb auch nahe, die hohe Regenerationsfähigkeit der Flügelimaginalscheiben darauf zurückzuführen, daß diese Organe im Jugendzustand darstellen und aus undifferenzierten Zellen bestehen. Dazu kommt noch die beim holometabolen Insekt vielseitige prospektive Potenz der Körperhypodermiszellen, die sich noch leicht zu Zellen der Flügelimaginalscheibe rückdifferenzieren können.

Da die Flügelanlagen der hemimetabolen Insekten in den älteren Larvenstadien schon hochdifferenzierte Organe sind, ebenso die Hypodermiszellen des Körpers nicht mehr rückdifferenzierbar sind, tritt bei totaler Entfernung des Flügels hier keine Regeneration mehr ein. Im letzten Larvenstadium sind die Flügelzellen schon so weit differenziert, daß schon bei Entfernung der Flügelspitze, die Zellen der basalen Partien des Flügels nicht mehr imstande sind, Teile der Spitze zu ersetzen.

In den jungen Stadien der Hemimetabolen sind die Flügelanlagen, ähnlich wie die Imaginalscheiben, aus noch nicht sehr weit differenzierten Zellen zusammengesetzt. Da auch die Körperzellen noch nicht ihre prospektive Potenz verloren haben, können die Flügelanlagen noch regeneriert werden. Doch ist ihr Regenerationsvermögen nicht so groß, wie das der Imaginalscheiben, da sie im Vergleich zu diesen, doch schon höher differenzierte Organe darstellen.

Literaturverzeichnis.

Graber, (1867). Zur Entwicklungsgeschichte und Reproduktionsfähigkeit der Orthopteren. Sitz. ber. d. Akad. d. Wissenschaften. Wien. Math. naturw. Klasse. Vol. 55. Abt. 1.

Hirschler (1903). Studien über Regenerationsvorgänge bei Lepidopteren Puppen. Anat. Anz. XXIII. p. 612.

Janda (1910). Experimentelle Untersuchungen über die Regeneration der Odonaten. Zool. Anz. Bd. XXXV. p. 602.

Kammerer, (1908). Flügelregeneration bei der Dipteren Imago. Arch. f. Entw. Mech. XXV. p. 349.

Krüger, (1898). Über die Entwicklung der Flügel der Insekten, mit besonderer Berücksichtigung der Deckflügel der Käfer. Dissertation. Göttingen.

Megušar, (1908). Die Regeneration der Coleopteren. Arch. f. Entw. Mech. XXV. p. 144.

— — (1910). Regeneration der Fang-, Schreit- und Sprungbeine bei der Aufzucht der Orthopteren. Archiv f. Entw. Mech. XXIX. p. 499.

Meisenheimer, (1908). Über Flügelregeneration bei Schmetterlingen. Zool. Anz. XXIII. p. 689.

— — (1909). Experimentelle Studien zur Soma und Geschlechtsdifferenzierung. Jena. G. G. Fischer.

Morgan, (1907). Regeneration. Übers. v. M. Moskowski. Leipzig. Wilhelm Engelmann.

Ost, (1906). Zur Kenntnis der Regeneration der Extremitäten von Arthropoden. Arch. f. Entw. Mech. XXII. p. 348.

Przibram, (1909). Experimentelle Zoologie. Regeneration. Leipzig und Wien. Deuticke.

Regen, (1911). Regeneration des Vorderflügels und Tonapparates bei Gryllus campestris. Zool. Anz. XXXVII. p. 158.

Tower, (1904). The origin and development of the wings of Coleoptera. Zool. Jahrbücher. Abt. Morphologie. XVII. p. 517.

Tornier, (1901). Bein- und Fühlerregeneration bei Tenebrio und ihre Begleiterscheinungen. Zool. Anz. XXIV. p. 634, 649.

Tümpel, (1901). Die Gradflügler Mitteleuropas. Eisenach. M. Wilckens.

v. Ubisch, (1911). Über Flügelregeneration beim Schwammspinner (L. dispar). Arch. f. Entw. Mech. XXXI. p. 637.

Verhoeff, (1896). Über Wundheilung bei Carabus. Zool. Anz. XIX. p. 72.

Weismann, (1899). Tatsachen und Auslegungen in bezug auf Regeneration. Anat. Anz. XV. p. 445.

— —. Vorträge über Descendenztheorie. Bd. II. Jena. G. Fischer.

Werber, (1908). Flügelregeneration beim Mehlkäfer. (Tenebrio molitor). Arch. f. Entw. Mech. XXV. p. 344.

— —, (1911). Über eine regeneratähnliche Mißbildung einer Stubenfliege (Musca domestica). Zool. Anz. XXXVI. p. 1.

Verzeichnis der Abbildungen.

Fig. 1. T. molitor. Wundrand eine Stunde nach der Operation. Vergr.: Imm. Leitz. $^1/_{12}$. Ocul. 2.

„ 2. T. molitor. Wundrand 24 Stunden nach der Operation. Vergr.: Imm. Leitz $^1/_{12}$. Ocul. 1.

„ 3. T. molitor. Wundrand, 9 Tage nach der Operation. Vergr.: Imm. Zeiß 1,5. Comp. Ocul. 2.

„ 4. T.molitor. Wundrand, 8 Tage nach der Operation. Vergr.: wie 3.

„ 5. T. molitor. Wundrand, 9 Tage nach der Operation. Vergr.: wie 3.

„ 6. T. molitor. Neugebildete Hypodermis und Chitin. Vergr.: wie 3.

„ 7. T. molitor. Neugebildete Flügelanlage, 45 Tage nach der Operation. Vergr.: Imm. Zeiß 3,0. Ocul. 0.

„ 8. T. molitor. Neugebildete Flügelanlage, 59 Tage nach der Operation. Vergr.: Leitz, Obj. 6. Ocul 0.

„ 9. T. molitor. Neugebildete Flügelanlage,, 58 Tage nach der Operation. Vergr.: Leitz, Obj. 6. Comp. Ocul 2.

„ 10. T. molitor. Neugebildete Flügelanlage, 63 Tage nach der Operation. Vergr.: Leitz, Obj. 4. Ocul 0.

„ 11. T. molitor. Neugebildete Flügelanlage nach der Häutung. Vergr.: Leitz, Obj. 2. Ocul. 5.

Fig. 12. T. molitor. a. Puppe mit kleinerem Regenerat des r. Vorderfl. Vergr.: 3:1.
b. Puppe mit größerem Regenerat. Vergr.: 3:1.

„ 13. T. molitor. a. Käfer mit großem Regenerat des r. Vorderfl. b. c. Käfer mit kleinerem Regenerat des r. Vorderfl.

„ 14. Agrion puella. Vorderflügelstumpf, 4 Stunden nach der Operation. Vergr.: Zeiß, Imm. 3,0. Ocul. 2.

„ 15. Agrion puella. Vorderflügefstumpf, 24 Stunden nach der Operation. Vergr.: Zeiß, Imm. 1,5. Comp. Ocul. 2.

„ 16. Agrion puella. Vorderflügelstumpf, 7 Tage nach der Operation. Dieselbe Vergrößerung.

„ 17. Agrion puella. Hinterflügelstumpf, 7 Tage nach der Operation. Dieselbe Vergrößerung.

„ 18. Agrion puella. Vorderflügelstumpf nach der Häutung. Vergr.: Leitz, Obj. 6. Ocul. 2.

„ 19. a. Agrion puella. Vorderflügelstumpf. Vergr.: Obj. 2. Ocul. 0. b. Äschna cyanea. Vorderflügelregenerat. Vergr.: 5:1.

„ 20. Äschna cyanea. a. Vorderflügelstumpf, b. Hinterflügelstumpf eines als Nymphe operierten Tieres.
Bezeichnungen. 1. Vorderrandader. 2. Subcostalader. 3. Radius. 4. Cubitus. 5. Cubitus porticus. 6. Hinterrandader. b. Basalzelle. ar. Arculus. d. Flügeldreieck. 3. a. u. b. Sectores radiales.

„ 21. Äschna cyanea. a. Vorderflügel. b. Hinterflügelstumpf, desselben Tieres im letzten Larvenstadium operiert.

„ 22. Äschna cyanea. a. Thorax einer Larve im zweitletzten Stadium, mit Narbe (n). b. Thorax einer Larve desselben Stadiums mit Regeneraten. Vergr.: 7:1.

„ 23. Äschna cyanea. a. Thorax der Larve, Fig. 22 b. im vorletzten Stadium. Vergr.: 6:1. b. Thorax derselben Larve als Nymphe Vergr.: 3:1.

„ 24. Äschna cyanea. Flügeldreieck im Vorderflügelregenerat. a. Tier 5. Tab. 7. b. Tier 7. Tab. 7. c. Tier 8. Tab. 7. d. Tier 12. Täb. 7. Vergr.: 5:1. Bezeichnungen siehe Fig. 20.

„ 25. Äschna cyanea. Imago mit großem Regenerat des Vorderflügels.

„ 26. Äschna cyanea. Imago mit großen Regeneraten beider Flügel.

„ 27, Äschna cyanea. Imago mit blasenförmigen Regenerat des Vorderflügels (r. V.).

Bezeichnungen in Fig. 1—11; 14—17.
bz. = Blutzellen.
d. bz. = degenerierende Blutzellen.

ch .= Chitin.
hy. = Hypodermis.
d. hy. = degenerierende Hypodermis.
I = Imaginalscheibe.
k. = degenerierende Kerne im Wundschorf.
m. = Muskel.
n. = Narbengewebe.
d. n. = degenerierende Narbengewebe.
s. = Wundschorf.
tr. = Trachee.
fz. = Fettzelle.